ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук **Classe des sciences biologiques**

М. Л. БЕЛЬГОВСКИЙ

ЗАВИСИМОСТЬ ЧАСТОТЫ МЕЛКИХ ПЕРЕСТРОЕК ХРОМОСОМ у Drosophila melanogaster ОТ ДОЗЫ Х-ЛУЧЕЙ

(Представлено академиком **Н. И. Вавиловым**)

Проблема

Цитологическое изучение хромосом Drosophila melanogaster в ядрах клеток слюнных желез привело к открытию, что, наряду с крупными перестройками хромосом (транслокации, инверсии, делеции), которые могут быть анализируемы чисто генетическими методами, в хромосомах происходят также и чрезвычайно мелкие интрахромосомные перестройки, часто столь слабо отражающиеся на сцеплении, что генетическими методами установить их природу не удается (Muller, Prokofyeva and Raffel, 1935; Гольдат, 1936; Алиханян, 1937). В силу эффекта положения генов, сопровождающего подобные мелкие перестройки, они бывают связаны с определенным фенотипическим эффектом и генетически оказываются неотличимыми от „точковых", или генных мутаций. В связи с этим встал вопрос об относительной частоте этих двух типов изменений в мутационном процессе и о зависимости частоты тех и других от дозы облучения коротковолновой радиацией.

Исчерпывающих данных по первому из этих вопросов еще нет, однако уже те сведения, которыми мы располагаем, позволяют заключить, что процент мелких перестроек в общей массе летальных мутаций весьма значителен. Сахаров (1935), изучив цитологически 27 леталей в дистальном конце Х-хромосомы Drosophila melanogaster, полученных в результате облучения, нашел, что 21 леталь была связана с хромосомными аберрациями, причем 4 из них могли быть отнесены к типу мелких перестроек. Алиханян ([1]) показал, что из изученных им цитологически 22 летальных мутаций (также полученных в результате рентгенизации) 10 были связаны с хромосомными аберрациями, и из этих 10 аберраций 8 относились к типу мелких перестроек. Поскольку всегда остается возможность, что наиболее мелкие, внутридисковые перестройки могли остаться незамеченными, то найденный в этих работах процент мелких перестроек является минимальным.

Важность вопроса о форме зависимости частоты мелких перестроек от дозы облучения вытекает из того, что прямая пропорциональность частоты леталей (принимаемой за индекс частоты генных мутаций вообще) дозе облучения служит одним из основных фактов, на которых базируются современные представления о механизме возникновения мутаций. Если значительный процент леталей составляют перестройки, то прямая пропорциональность частоты леталей дозе облучения должна представлять собой равнодействующую двух или трех отдельных кривых, — кривой частоты генных мутаций и одной или двух кривых частоты хромосомных перестроек (в зависимости от того, совпадают ли кривые частоты мелких и крупных перестроек). Эти кривые не обязательно должны совпадать друг с другом, ибо механизмы возникновения перечисленных

типов изменений могут быть различными. Отсюда следует, что установление формы зависимости частоты мелких перестроек от дозы облучения может приблизить нас к выяснению вопроса об истинной форме зависимости генных мутаций от дозы.

С другой стороны, рядом авторов было показано, что частота крупных перестроек у Drosophila melanogaster с повышением дозы облучения возрастает быстрее, чем частота леталей (Бельговский, 1937; Muller 1938; Хвостова и Гаврилова, 1938; а также неопубликованные данные Черкасовой, и Храновского). Поскольку мелкие интрахромосомные перестройки относятся к тем же основным типам, что и крупные, то можно было предполагать, что и механизмы их возникновения должны быть тождественны, а следовательно, и зависимость частоты возникновения тех и других от дозы облучения должна оказаться сходной. Обратный результат явился бы указанием на несходство механизмов этих двух типов хромосомных перестроек.

Материал и методика

Мелкие перестройки хромосом были обнаружены лишь с открытием пайнтеровской методики изучения хромосом в ядрах клеток слюнных желез дрозофилы, обычные же генетические методы не дают возможности их учитывать. Поэтому для получения прямого ответа на вопрос о характере зависимости частоты мелких перестроек от дозы облучения следовало бы все облученные хромосомы изучать цитологически. Однако технически эта работа настолько трудоемка и сложна, что мы предпочли использовать один специальный случай, позволяющий, как нам кажется, судить о частоте мелких перестроек на основании фенотипа потомков облученных мух. Мы изучили частоту „мутаций“ yellow, возникающих в результате облучения в хромосоме $scute^8$. Эта хромосома содержит большую инверсию, дистальный разрыв которой прошел между локусами генов achaete и scute и проксимальный в „инертном“ районе, между локусом гена bobbed и точкой прикрепления нити веретена (Серебровский и Камшилов, не опубликовано; Гершензон, 1933; Patterson and Stone, 1935). В этой хромосоме гены yellow и achaete, оказавшиеся приближенными к инертному району, „мутируют“ значительно чаще, чем в нормальной, причем в громадном большинстве случаев измененными оказываются оба эти гена и около 87% их изменений летальны (Patterson, 1933; Нуждин, 1935; Сидоров, 1936; Бельговский, 1938). Паттерсон (1933) объяснял „мутации“ yellow в хромосоме sc^8 отрывами дистального конца этой хромосомы, Сидоров же (1936) считал, что они являются скорее всего настоящими генными мутациями, и повышенная частота их указывает на возросшую мутабильность локусов yellow и acheate вследствие изменения их положения в хромосоме. Гипотезу отрыва конца хромосомы Сидоров справедливо отвергает на том основании, что, во-первых, в хромосоме sc^8 гены y и ac затрагиваются одновременно не только летальными, но и не летальными мутациями и, во-вторых, разные летальные изменения y и ac в этой хромосоме различно влияют на фенотип мух. Однако тот факт, что простое повышение мутабильности генов y и ac не объясняет одновременности их „мутирования“ и изменения направления последнего (выражающегося в увеличении процента летальных и мозаичных изменений), обнаружение совершенно аналогичного изменения частоты и направления мутаций локуса forked при приближении его к „инертному“ району (хотя такой параллелизм в случае повышения мутабильности вовсе не обязателен) и, наконец, данные Прокофьевой-Бельговской (в печати), обнаружившей цитологическое различие между „мутировавшими“ и немутировавшими хромосомами sc^8, привели нас, в цитированной выше работе, к заключению, что частое „мутирование“ генов y и ac в хромосоме sc^8 является, в основном, результатом мелких перестроек, частота которых

в участках, приближенных к „инертному“ району, повышается. Этот вывод позволил нам считать, что, изучая частоту изменений гена yellow в хромосоме sc^8, мы изучаем главным образом частоту мелких перестроек. Конечно, под влиянием облучения в этой хромосоме могут возникать и точковые мутации гена y, но частота их (если она в хромосоме sc^8 не отличается существенно от нормы) должна быть приблизительно в 10 раз меньше частоты мелких перестроек. Это следует из того, что в хромосоме Bar^{M2}, в которой локус y занимает свое нормальное положение, частота мутаций y в 9.6 раза меньше, чем в хромосоме sc^8 (Бельговский, 1938).

Для выяснения формы зависимости частоты изменений локуса y в хромосоме sc^8 от дозы Х-лучей мы облучали самцов sc^8 двумя дозами, равными соответственно 1000 *r* и 4000 *r*, и скрещивали их с девственными самками, гомозиготными по гену y. В F_1 учитывалась частота появления желтых самок. В первых трех опытах облучались самцы sc^8 Bw^a, в остальных самцы sc^8 B. Самки во всех опытах имели строение:

$$\frac{y\ w\ lzs\ \delta\ 49\ f}{y\ w \qquad\qquad f}$$

Полученные результаты

Всего было проведено 23 опыта, результаты которых приведены в табл. 3. В общей сложности в этих опытах просмотрены 188 463 самки F_1 и среди них найдено 169 „мутаций“ yellow. Поскольку процент „мутаций“ определялся непосредственно в первом же поколении, как процент измененных (желтых) самок, то жизнеспособность и скорость развития последних могли оказать влияние на результат опытов. Если бы жизнеспособность или скорость развития желтых и серых мух были различны, найденный процент мог бы не отразить истинной частоты мутаций. В культурах с разной плотностью населения и в различные дни просмотра мух процент желтых и серых мог бы колебаться за счет неодинаковой их жизнеспособности. Правда, плотность населения в культурах мы старались иметь в обеих сериях одинаковой, а в последних опытах (2-я посадка 18-го — 23-й опыты); кроме того, ежедневно старались просматривать ровно в 4 раза больше мух в серии, получившей 1000 *r*, чем в серии, получившей 4000 *r*; все же вопрос о жизнеспособности заслуживал специального внимания. Для его выяснения мы поставили два специальных опыта.

Гетерозиготные по уже полученным в хромосоме sc^8 летальным „мутациям“ yellow самки, строения

$$\frac{y\ sc^8B}{w\ lz^s f\ \delta\ 49}$$

были скрещены с самцами ysc, и в их потомстве был определен процент серых и желтых самок. В различные банки было посажено следующее количество мух: 5 ♀ × 5 ♂, 10 ♀ × 10 ♂, 20 ♀ × 20 ♂ и 30 ♀ × 30 ♂. Потомство просматривалось на 10-й, 12-й и 15-й дни после посадки родителей в банки. Были испытаны два разных аллеля yellow: y_{367} и y_{374}.

Полученные результаты показаны в табл. 1 и 2.

Эти данные показывают, что в пределах изученных плотностей населения процент вылупляющихся желтых самок заметно не изменяется и что в пределах 5 дней, в течение которых производился подсчет мух, этот процент также остается приблизительно постоянным. Поскольку в опытах по рентгенизации в каждую банку с самцами, получившими 1000 *r*, — сажалось 12—15 самок, а в банку с самцами, получившими 4000 *r* — 30 самок, и, следовательно, плотность населения в банках нигде не превосходила испытанных нами плотностей, просмотр же каждой серии занимал не более 5 дней, то мы можем сделать вывод, что различия в относительной жизнеспособности серых и желтых самок на процент послед-

них влиять не могли. Следовательно, процент желтых самок в наших опытах должен правильно отражать истинную частоту „мутаций", или, согласно сказанному выше, частоту мелких перестроек в хромосоме sc^8 при данных условиях облучения (табл. 3).

Таблица 1

Число ♀♀ y и + в различные дни просмотра в зависимости от плотности населения (y_{367})
% of y and + ♀♀ at different days of counting in differently crowded bottles (y_{367})

День просмотра / Фенотип / Число родителей	10-й				12-й				15-й				Всего			
	+	%	y	%	+	%	y	%	+	%	y	%	+	%	y	%
5 × 5	297	51.1	284	48.9	355	57.3	264	42.7	270	55.6	216	44.4	933	55.0	764	45.0
10 × 10	436	54.0	371	46.0	230	54.0	196	46.0	182	50.6	178	49.4	848	53.1	745	46.9
20 × 20	331	54.3	277	45.7	187	41.8	260	58.2	147	51.0	141	49.0	665	49.5	678	50.5
30 × 30	200	51.9	185	48.1	163	61.2	103	38.8	139	55.1	113	44.9	502	55.6	401	44.4

Таблица 2

Число ♀♀ y и + в различные дни просмотра в зависимости от плотности населения (y_{374})
% of y and + ♀♀ at different days of counting in differently crowded bottles (g_{374})

День просмотра / Фенотип / Число родителей	10-й				12-й				15-й				Всего			
	+	%	y	%	+	%	y	%	+	%	y	%	+	%	y	%
5 × 5	277	51.8	258	48.2	198	54.7	164	55.3	303	51.8	281	48.2	778	52.5	703	47.5
10 × 10	433	56.5	364	43.5	218	54.5	182	45.5	238	51.0	229	49.0	889	53.4	775	46.6
20 × 20	426	55.7	337	44.3	163	54.3	137	45.7	203	58.0	147	42.0	792	56.0	621	44.0
30 × 30	178	49.0	185	51.0	107	50.9	103	49.1	178	52.1	164	47.9	463	50.6	452	49.4

Как можно видеть из табл. 3, процент самок yellow при 4000 *r* превышает процент их при 1000 *r* в 2.92 раза, тогда как в случае прямой пропорциональности частоты мелких перестроек дозе следовало бы ожидать повышения в 4 раза. Однако, прежде чем говорить о достоверности полученной здесь разницы между ожидаемым и фактическим отношениями, в эти данные следует внести одну поправку. Дело в том, что „мутации" yellow в хромосоме sc^8 возникают не только под влиянием облучения, но и спонтанно, и при достаточно большом проценте этих спонтанных „мутаций" истинные отношения могут оказаться искаженными, так как спонтанные „мутации" относительно сильнее повысят частоту наблюдаемых изменений при более слабой дозе. Поэтому из полученных частот следует, прежде всего, вычесть частоту спонтанных изменений и лишь потом обсуждать полученные результаты.

В отношении частоты спонтанных „мутаций" yellow в хромосоме sc^8 у меня имелись собственные данные, полученные в 1934 г., данные из работы Паттерсона о механизме возникновения мозаиков у дрозофилы (Patterson, 1933), и в дополнение к ним при проведении настоящих опытов был поставлен специальный контроль. Кроме того, Б. Н. Сидоров предоставил в мое распоряжение полученные им данные по частоте

Таблица 3

Частота „мутаций" yellow в хромосоме sc^8 при дозах в 1000 *r* и 4000 *r*
Frequency of yellow „mutations" in the sc^8 cromosomes at 1000 *r* and 4000 *r*

Доза	1000 r			4000 r			$\frac{p_4}{p_1}$
№ опыта Experiments	Число ♀ F_1 (n_1)	Число ♀ y	% ♀ y (p_1)	Число ♀ F_1 (n_4)	Число ♀ y	% ♀ y (p_4)	
1	1 968	2	0.1017	636	2	0.3143	3.1
2	1 371	0	0	657	2	0.3042	∞
3	2 115	1	0.0472	1 017	0	0	0
4	2 585	1½	0.0580	1 457	3	0.2060	3.6
5	2 189	1	0.0456	967	4	0.4130	8.9
6	2 445	1	0.0408	1 166	4	0.3430	8.4
7	2 624	1	0.0381	1 077	3	0.2785	7.3
8	2 775	1	0.0360	1 579	2	0.1268	3.5
9	2 714	3	0.1105	1 151	2	0.1737	1.6
10	2 562	1	0.0382	1 120	0	0	0
11	2 775	2	0.0721	1 867	3½	0.1875	2.6
12	2 377	0	0	1 411	2	0.1417	∞
13	3 332	3	0.0900	1 737	6	0.3453	3.8
14	4 287	2	0.0466	2 122	1	0.0471	1.0
15	3 401	0	0	1 794	3	0.1671	∞
16 пос. 1	8 327	5	0.0600	1 973	1	0.0570	0.95
16 „ 2	3 066	1	0.0326	790	1	0.1267	3.88
17 „ 1	14 083	7	0.0497	3 829	7½	0.1960	3.94
17 „ 2	10 584	8	0.0756	2 659	5	0.1880	2.47
18 „ 1	11 919	5	0.0420	2 941	4	0.1361	3.24
18 „ 2	11 349	7	0.0617	2 109	5	0.2368	3.84
19	5 977	3	0.0520	1 497	3	0.2050	3.94
20	9 192	10	0.1088	2 283	6	0.2630	2.41
21	11 123	7	0.0628	2 802	5	0.1786	2.84
22	10 062	7	0.0695	2 285	1	0.0437	0.63
23	8 094	8½	0.1051	2 241	5	0.2230	2.12
Всего. . Total. .	143 296	88	0.0614 ± 0.00654	45 167	81	0.1796 ± 0.01992	2.92

спонтанных „мутаций" yellow в хромосоме sc^8, за что я выражаю ему здесь мою глубокую благодарность. Эти данные приведены в табл. 4.

Частота спонтанных „мутаций" y в хромосоме sc^8 варьирует, однако, поскольку достоверных различий в процентах, полученных в разных опытах, нет, то для получения среднего процента спонтанных „мутаций" мы сочли возможным суммировать результаты всех этих опытов. Полученный таким образом средний процент равен 0.01801 ± 0.00281. Вычтя его из средних процентов „мутаций", полученных при 1000 *r*, и, соответственно, при 4000 r, мы получим исправленные средние проценты, которыми и должны в дальнейшем оперировать. Исправленный процент при 1000 *r* равен 0.04339 ± 0.00712,

Таблица 4

Частота спонтанных „мутаций" yellow в хромосоме sc^8
Frequency of spontaneous yellow „mutations" in the sc^8 chromosome

По данным After the data of	Число sc^8 ♀	Число yellow среди них	% y
Патерсона, 1933	24 862	2	0.0080
Бельговского, 1934	8 398	2	0.0238
„ 1937	23 150	2	0.0086
Сидорова, 1937—1938			
1-й опыт	96 407	17	0.0176
2-й „	39 297	8	0.0204
3-й „	35 514	10	0.0282
Всего . . . Total	227 628	41	0.01801 ± 0.00281

а при 4000 r — 0.16159 ± 0.02012. Отношение этих процентов равно 3.724 ± 0.767 (вычисляя среднюю ошибку отношения по формуле:

$$m_{\frac{M_1}{M_2}} = \sqrt{\frac{(M_1 m_2)^2 + (M_2 m_1)^2}{M_2^2}},$$

где m_1 и m_2 соответственно средние ошибки M_1 и M_2). Отношение, ожидаемое в случае прямой пропорциональности частоты „мутаций" yellow в хромосоме sc^8 дозе, равно 4. Отклонение фактически полученного отношения от этого ожидаемого равно 0.276, что составляет 0.36 ошибки фактически полученного отношения. Следовательно, наши результаты позволяют предполагать, что частота „мутаций" в хромосоме sc^8, взятая нами в качестве индекса частоты мелких перестроек, подобно частоте леталей, регистрируемых методом CIB, прямо пропорциональна дозе облучения.

Обсуждение и выводы

В начале настоящей работы было указано, что прямая пропорциональность частоты леталей дозе облучения и, повидимому, весьма значительный процент мелких перестроек среди леталей позволяли предполагать, что и частота мелких перестроек окажется прямо пропорциональной дозе. С другой стороны, наличие среди мелких перестроек тех же типов структурных изменений, что и среди крупных, позволяло думать, что возрастание частоты мелких перестроек, как и частоты крупных, будет обгонять увеличение дозы. Полученные нами данные согласуются с первым из этих предположений и не подтверждают второго. Наряду с недостоверностью отличия полученных нами отношений от прямой пропорциональности, несовпадение кривых частоты мелких и крупных перестроек подчеркивается также еще и тем фактом, что в значительном большинстве опытов и, в том числе, во всех наиболее крупных полученное отношение частоты „мутаций" yellow при 4000 *r* к частоте их при 1000 *r* было меньше четырех. При предположении о наличии прямой пропорциональности частоты этих изменений дозе подобное обстоятельство можно объяснить искажением истинных отношений за счет появления спонтанных „мутаций" yellow, предположению же о сходстве кривых частоты мелких и крупных перестроек этот факт явно противоречит.

В связи с этим выводом возникает вопрос об отношении мелких перестроек к летальным мутациям. Поскольку на довольно значительном материале достоверной разницы в характере зависимости частоты тех и других от дозы установить не удалось, то можно предположить, что механизмы их возникновения одинаковы. Если это так, то становится весьма вероятным, что большая часть летальных мутаций, вызванных Х-лучами, представляет собой мелкие перестройки (в частности, нехватки). Такое предположение согласуется с приведенными в начале настоящей работы данными Сахарова и Алиханяна, а также с данными Демереца (Demerec, 1937), который цитологически изучил полученные при помощи Х-лучей летальные аллели генов y-ac, pn, w, ct, t, lz, v, m, dy, wy, s, g, ty, f и Bx и нашел, что все они представляют собой нехватки. Следовательно, уже ранее высказывавшееся предположение, что большинство рентгеновских леталей зависит от нехваток или других мелких перестроек хромосом, подтверждается и характером зависимости тех и других от дозы.

В связи с этим следует остановиться на поставленном нами в начале работы вопросе об истинном характере зависимости частоты генных (точковых) мутаций от дозы облучения. Поскольку все основные работы по зависимости частоты мутаций у дрозофилы от дозы Х-лучей основывались на изучении частоты леталей, то на основании вышесказанного мы должны заключить, что в этих работах в значительной мере, если не в основном, изучалась зависимость от дозы частоты мелких перестроек.

Следовательно, прямого ответа на вопрос о форме зависимости частоты точковых мутаций от дозы эти работы не дают. Однако, поскольку видимые мутации, вызываемые рентгеновскими лучами, повидимому, часто ни с какими видимыми хромосомными перестройками не связаны, поскольку совершенно невероятно, чтобы такого рода мутации никогда не могли приводить к смерти организма и, поскольку, наконец, часть летальных мутаций и при цитологическом анализе не обнаруживает никакой связи с перестройками, то прямая пропорциональность частоты леталей дозе, повидимому, говорит за то, что подобная закономерность имеет место как в случае мелких перестроек, так и в случае точковых мутаций.

Некоторые экспериментальные данные по этому вопросу можно найти в работе Гептнер и Демидовой (1936), в работах Хаскинса (Haskins, 1935) и Хаскинса и Энцман (Haskins and Enzmann, 1936, 1938).

Гептнер и Демидова изучали зависимость от дозы частоты мутаций отдельных генов. Суммарная кривая мутаций всех изученных ими генов (y, ac, sc, w, f, B) оказалась при сильных дозах отличной от прямой, т. е. отклоняющейся от прямой пропорциональности в том же направлении, как и кривая транслокаций (Бельговский, 1937).

Кривые частоты отдельных мутаций и кривая делеций, по данным Гептнер и Демидовой, не обнаруживают статистически достоверного отличия от кривой, ожидаемой в случае прямой пропорциональности. При этом ближе всего к прямой пропорциональности оказывается зависимость от дозы частоты нехваток Notch и forked-Bar (т. е. мелких перестроек), кривая же частоты мутаций forked, которые, по данным Дубинина, Соколова и Тинякова, в большинстве случаев относятся к точковым мутациям, оказывается более сходной с кривой делеций. Таким образом, данные Гептнер и Демидовой по частоте мелких перестроек в других районах хромосомы, чем изученный нами, совпадают с нашими. Что же касается данных по точковым мутациям, то они, к сожалению, не являются решающими, ибо зависимость частоты мутаций forked от дозы оказывается не отличающейся достоверно ни от прямой пропорциональности, ни от зависимости, имеющей место в случае делеций. Последняя же, по данным других авторов (Меллер, Храновский), не является прямой.

Более определенными в этом отношении являются данные Хаскинса и Энцман. Эти авторы облучали различными дозами Х-лучей личинок eosin и определяли процент самцов, на глазах у которых в результате облучения появлялись пятна white. В этом случае можно, повидимому, быть уверенными, что основная масса полученных изменений была результатом точковых мутаций. Во всяком случае нехватки были исключены. Найденные Хаскинсом и Энцман отношения очень близки к прямой пропорциональности.

Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении экспериментальные данные не противоречат предположению о сходстве зависимости частот точковых мутаций и мелких перестроек от дозы Х-лучей и определенно говорят об отличии в этом отношении этих типов изменений от крупных перестроек. Подобные отношения заставляют предполагать наличие какого-то существенного сходства в механизмах возникновения точковых мутаций и мелких перестроек и существенного отличия их механизма от механизма возникновения крупных перестроек.

За такое различие в механизмах возникновения мелких и крупных перестроек хромосом говорят также и данные Демереца (Demerec and Sprague 1936; Demerec, 1937), показавшего, что облучение кукурузы ультрафиолетовыми лучами приводит к возникновению большого количества нехваток (т. е., в основном, мелких перестроек) при полном отсутствии транслокаций.

Если предполагать, что разрывы хромосом являются результатом прямого действия Х-лучей, то различная зависимость частоты крупных и мелких перестроек от дозы может быть объяснена тем, что крупные

перестройки возникают лишь в случае совпадения в одной клетке двух независимых разрывов хромосом, а мелкие, как было предположено Меллером, являются результатом разрывов хромосом в точках соприкосновения мелких завитков хромонемы и воссоединения разорванных концов в новых сочетаниях. Если же разрывы хромосом являются вторичным, не непосредственным результатом облучения и для возникновения крупных перестроек предварительное соприкосновение хромосом столь же необходимо, как и для возникновения мелких, то представить себе, в чем заключается различие в механизмах возникновения тех и других труднее, и всякая попытка в этом направлении (как, впрочем, и вышеприведенная) в настоящее время может быть, к сожалению, лишь высоко спекулятивной.

Наконец, следует отметить еще одно обстоятельство. Если кривые частоты точковых мутаций и мелких перестроек в зависимости от дозы совпадают, то соотношение тех и других в природе не должно отличаться от того, которое мы находим в опытах с X-лучами. Иначе говоря, частота мелких перестроек в природе (а, следовательно, и их доля в суммарном мутационном процессе) должна быть одного порядка с частотой генных мутаций, и в этом отношении они должны отличаться от крупных перестроек, которые, по крайней мере у дрозофилы, спонтанно возникают очень редко. Этот вывод подтверждается данными Слизинского (Slizynsky, 1938), однако ему противоречат данные Сахарова и Мазинг по цитологическому изучению спонтанных и вызванных химическими агентами леталей у Drosophila melanogaster, поскольку последние авторы во всех случаях вовсе не обнаружили никаких хромосомных перестроек. Если причина этого лежит не в чрезвычайной трудности обнаружения мелких перестроек в районах хромосом, не столь досконально изученных, как районы генов y-ac-sc, w и f-B, то этот факт указывает на неполную тождественность кривых частоты генных мутаций и мелких перестроек, и в этом случае вопрос о роли последних в спонтанном мутационном процессе предстанет в ином свете. Это обстоятельство еще раз подчеркивает всю важность получения точных данных о характере зависимости частоты истинных генных мутаций от различных факторов внешней среды.

В заключение я выражаю свою искреннюю благодарность С. Н. Ардашникову за ценную помощь в вопросах математической обработки данных настоящей работы.

Институт Генетики
Академия Наук СССР
Москва

Поступило
21. V 1938

ЛИТЕРАТУРА

[1] Алиханян С. И., Изучение летальных мутаций в левом конце половой хромосомы у Drosophila melanogaster, Зоол. журн., 16 : 247—279, 1937.
[2] Бельговский М. Л., Зависимость частоты транслокаций у Drosophila melanogaster от дозы X-лучей, Труды ин-та генетики АН СССР, т. 11 : 93—124, 1937.
[3] Бельговский М. Л., Влияние „инертных" районов хромосом на частоту и характер изменений в соседних с ними активных участках, Изв. АН СССР, биол. сер., 5—6, 1938.
[4] Гептнер М. А. и Демидова З. А., Зависимость между дозами рентгеновских лучей и мутациями отдельных генов у Drosophila melanogaster, Биол. журн. 5 : 541—550, 1936.
[5] Гольдат С. Ю., Закономерности прямого и обратного мутирования в локусах yellow, achaete и scute, Биол. журн., 5 : 801—812, 1936.
[6] Мазинг Р. А., Генетический и цитологический анализ леталей у дрозофилы, возникших в природных условиях, Доклады АН СССР 19 : 279—281, 1938.
[7] Нуждин Н. И., Исследование одной нестойкой хромосомы у D. melanogaster и вызываемой этой хромосомой мозаичности, Зоол. журн., 14 : 317—352, 1935.
[8] Сахаров В. В., Цитологическое изучение леталей половой хромосомы Drosophila melanogaster, Доклады АН СССР, 4 : 85—86, 1935.
[9] Сахаров В. В., О специфичности действия мутационных факторов, Бюлл. эксп. биол. мед., 1 : 196—198.

[10] Сахаров В. В., Специфичность действия мутационных факторов, Биол. журн. 7 : 595—618, 1938.
[11] Сидоров Б. Н., Мутабильность yellow, achaete и scute в линиях scute^{8} и yellow^{3P}. Зависимость частоты мутирования гена от его положения в системе, Биол. журн., 5 : 3—26, 1936.
[12] Хвостова В. В. и Гаврилова А. А., Изменение количества транслокаций у Drosophila melanogaster в зависимости от дозы Х-лучей, Биол. журн. 7 : 381—390.
[13] Alikhanian S. I., A study of the lethal mutations in left end of the sex-chromosome in Drosophila melanogaster, Jour. Zool., 16 : 247—279 (Russian with English summary), 1937.
[14] Belgovsky M. L., Dependence of translocation frequency in Drosophila melanogaster upon the X-ray dosage, Proc. Inst. Genet. Acad. Sci. USSR, vol. 11. (Russian with English summary), 1937.
[15] Belgovsky M. L., Influence of the inert regions of chromosome on the frequency and type of changes in adjacent active sections, Bull. Acad. Sci. USSR, Series Biol., 5—6, 1938.
[16] Demerec M., Relationship between various chromosomal changes in Drosophila melanogaster, Cytologia, Fujii Jub., vol. : 1125—1132, 1938.
[17] Gershenson S. M., Studies on the genetically inert region of the X-chromosome of Drosophila. I. Behaviour of an X-chromosome deficient for a part of its inert region, Journ. Genet., 28 : 297—313, 1933.
[18] Goldat S. J., Direct and reverse mutations in the loci of yellow, achaete and scute, Biol. Jour., 5 : 801—812 (Russian with English summary), 1936.
[19] Haskins C. P., A determination of the magnitude of the cell „sensitive volume" associated with the white-eye mutation in X-rayed Drosophila, Proc. Nat. Acad. Sci., 21 : 561—566, 1935.
[20] Haskins C. P. and Enzmann E. V., A determination of the magnitude of the cell, „sensitive volume" associated with the white-eye mutation in X-rayed Drosophila, II. Proc. Nat. Acad. Sci, 22 : 397—400, 1936.
[21] Haskins C. P. and Enzmann E. V., A determination of the cell „sensitive volume" associated with the white-eye mutation in X-rayed Drosophila, III, Proc. Nat. Acad. Sci., 24 : 136—141.
[22] Heptner M. A. and Demidova Z. A., Relation between the dosage of X-rays and mutations of single genes in Drosophila melanogaster, Biol. Jour., 5 : 541—550, 1936.
[23] Muller H. J., Prokofyeva A. A. and Raffel D., Minute intergenic rearrangement as a cause of apparent gene mutation, Nature, vol. 135 : 253, 1935.
[24] Muller H. J., The remaking of chromosomes, The Collecting Net 8 : 181—198, 1938.
[25] Noujdin N. I., An investigation of an unstable chromosome in Drosophila melanogaster and of the mosaicism caused by it, Zool. Jour., 14 : 317—352, 1935.
[26] Patterson J. T. and Stone W. C., Some observations on the structure of the scute^{8} chromosome of Drosophila melanogaster, Genetics, 20 : 172—178, 1935.
[27] Patterson J. T., The mechanism of mosaic formation in Drosophila, Genetics, 18 : 32—52, 1933.
[28] Prokofyeva-Belgovskaya, A cytological study of the „simple breaks" in the scute^{8} chromosome of Drosophila melanogaster, Bull. Acad. Sci. URSS, Serie Biol. (in press), 1938.
[29] Sidorov B. N., The mutability of the yellow, achaete and scute genes in the stocks scute^{8} and yellow^{3P} (Relation between the mutation frequency of the gene and its position in the system), Biol. Jour., 5 : 3—26 (Russian with English summary), 1936.
[30] Slizynsky B. M., Salivary chromosome studies of lethals in Drosophila melanogaster, Genetics 23 : 283—290, 1938.
[31] Ssacharov V. V., A cytological study of the lethals of the X-chromosome in Drosophila melanogaster, Comptes rendus de l'Acad. d. Sci., USSR, 4 : 91—92, 1935.
[32] Stadler L. J., On the possibility of disentangling by spectrological means the complex of genetic effects induced by radiations, Genetics 23 : 170—171, 1938.
[33] Stadler L. J. and Sprague G. F., Genetic effects of ultra-violet radiation in maize, Proc. Nat. Acad. Sci., 22 : 572—591, 1936.

M. L. BELGOVSKY. DEPENDENCE OF THE FREQUENCY OF MINUTE CHROMOSOME REARRANGEMENTS IN DROSOPHILA MELANOGASTER UPON X-RAY DOSAGE

SUMMARY

The discovery of minute chromosome rearrangements in Drosophila melanogaster, which are genetically indistinguishable from point mutations, has led to the suggestion that a large portion of changes formerly considered as point mutations are actually due to such rearrangements (Muller, Prokofyeva and Raffel, 1935). A precise determination of the relative frequency of these minute rearrangements as compared with that of true point mutations has become very important from two points of view. First it is important for estimating their evolutionary rôle, and secondly for judging how correct our conclusions

are as to the mechanism of mutations originating under the influence of short wave radiation, as these conclusions are based on the study of the frequency of lethals at different dosages, and some of the lethals are probably due to minute rearrangements. No exact estimate of the relative frequency of minute rearrangements is now available, but Ssacharov's (1935) and Alikhanian's (1937) data show that their frequency among lethals is rather high (15—36%). Hence the curve of lethal frequency at different dosages being composed of individual curves of point mutations, gross chromosome rearrangements and minute ones, the shape of the latter curve must appreciably affect the shape of the average one. This means that the establishment of the dependence of minute rearrangement frequency upon the X-ray dosage must throw some light on the question of the dependence of point mutations upon it, the latter question being the most important one, as it bears on the mechanism of mutations.

At the same time, studying the relation of minute rearrangement frequency to the dosage and comparing it with that of gross ones, we can find out whether their mechanisms are essentially alike or not.

The cytological detection of minute chromosome rearrangements being very difficult and cumbersome, we used a special case of genetic changes in order to detect such rearrangements phenotypically. These changes were the yellow-achaete „mutations" in the scute^8 chromosome. The y and ac genes „mutate" in the sc^8 chromosome much more frequently then in a normal one, the vast majority of their „mutations" being simultaneous and lethal. These mutations were first considered as „simple breaks" in the inverted part of the inert region of the sc^8 chromosome, leading to a complete loss of its distal end, but Sidorov's (1936) finding of different y-ac „mutations" in the sc^8 chromosome having phenotypically different effects and of simultaneous viable y-ac „mutations" occurring in that chromosome, disproved this suggestion. Our finding that the proximity of an inert region causes an increase of „mutation" frequency not only in the case of sc^8 chromosome, but also in other cases (Bar^{M2} and sc^{S1} inversions), and this increase being chiefly due to an increase in the frequency of lethal changes and changes causing mosaicism, along with Sidorov's data mentioned above, led us to the conclusion (Belgovsky, 1938) that all these changes occurring near the inert regions are due to different minute rearrangements, including probably many deficiencies but not limited to them. This conclusion agrees completely with cytological observations of Prokofyeva-Belgovskaya (in press) who has found that in cases of the so called „simple breaks" in the sc^8 chromosome the very end of the latter does not get lost, though some aberration, the exact nature of which is difficult to identify, does occur.

All these considerations allowed us to admit that the frequency of yellow mutations in the sc^8 chromosome represented a sufficiently safe index of the frequency of minute chromosomal rearrangements. Some point mutations of the yellow gene must have undoubtedly occurred in the sc^8 chromosome as well, but the total frequency of yellow mutations in that chromosome being 10 times as great as in a normal one, we may conclude that no more than 10% of the total amount of yellow changes in the sc^8 — chromosome were due to point mutations. Hence, they could not appreciably change the shape of the average frequency-curve.

In our experiments sc^8 B w^a or sc^8 B males were X-rayed, and crossed to ywf/y w lz^s f δ 49 females. Two doses of X-rays — 1000 *r* and correspondingly 4000 *r*-were applied. As the percent of minute rearrangements occurring was estimated as the percent of yellow females found in F_1, the relative viability and speed of development of such females could influence the result obtained. To check the possibility of such an influence actually taking place, we determined at three succeeding counts the percent of yellow females in the progeny of $\frac{y^1\ sc^8\ B}{w\ lz^s\ f\ \delta\ 49}$ ♀ × y sc^1♂, hatching in differently crowded culture bottles. These tests

were performed for two lethal yellow „allels" induced in the sc^8 chromosome. The results given in tables 1 and 2 show that in the densities and at the time intervals studied no appreciable difference in the percent of yellow as compared with gray females is to be noticed. As in our X-raying experiments neither the density of flies in bottles nor the period of time used for counting flies did exceed those tried in the control experiment, we can conclude that the percents of yellow flies found at different dosages in the X-ray experiments give a correct idea of the frequency of changes which had taken place in the gamets X-rayed.

The results of X-raying experiments are summarized in table 3. The ratio of „mutation" frequency found at 4000 *r* to that found at 1000 *r* is 2.92. But this ratio is based on frequencies not corrected for the spontaneous yellow „mutations" occurring in the sc^8 chromosome rather frequently. The idea of their frequency can be got from the table 4, summarizing the data of Patterson, the author, and B. N. Sidorov, who has kindly put them at our disposal. The average percent of spontaneous „mutations" estimated on the basis of these data is to be substracted from the average percents of „mutations" obtained in the X-ray experiments, in order to find what are the real frequencies of „mutations" caused by different X-ray dosages. These real frequencies are correspondingly equal to $0.04339 \pm 0.00712\%$ at 1000 *r* and $0.16159 \pm 0.02012\%$ at 4000 *r*, their ratio being 3.724 ± 0.767. This ratio shows that the results obtained do not contradict the hypothesis of minute rearrangement frequency being directly proportional to the dosage, as the difference between the value expected on the basis of this hypothesis (4) and the value actually obtained (3.724) is only 0.36 times of the standard error of the latter.

Such a result seems to be rather unexpected if we consider the cytological nature of minute rearrangements. It is known that they belong to the same types — inversions, deficiencies, insertions — as the gross rearrangements do, and all involve at least two breaks of chromosomes. This fact seemed to indicate that the mechanisms of gross and minute rearrangements were alike and therefore one could expect their dosage-relations to be also identical. But this did not prove true, as it has been shown that the frequency of gross rearrangements increases more rapidly than the proportionality rule requires (Belgovsky, 1937; of Muller, 1938, Khvostova and Gavrilova, 1938; and the unpublished data of Cherkassova and of Khranovsky). Therefore we must conclude that in spite of the cytological similarity of gross and minute rearrangements, the latter originate in different ways. Stadler's experiments with Zea mays substantiate this conclusion, as he has found that ultraviolet radiation is capable of inducing many deficiencies (belonging mostly to the category of minute rearrangements), but is completely ineffective in producing translocations (i. e. gross rearrangements). Assuming that chromosome breakages are caused by X-rays directly, we may suppose that gross rearrangements result from reattachments of chromosome ends in cases of coincidence in the same nucleus of two independently occurring breaks, while the minute ones are, as Muller suggested, a result of breakages and following reattachments at the points of touching of minute coils of chromonema. If, however, chromosome breakages are caused by X-rays indirectly and touching of chromosomes is a prerequisite of any break whatever then it is very difficult to imagine what difference between the mechanisms of gross and minute rearrangements might be.

The similarity of frequency-dosage relations in the cases of lethal mutations and of minute rearrangements suggests that either most of the lethals are due to minute rearrangements or that the curves of frequency of minute rearrangements and of point mutations in relation to dosage are alike. The cytological observations of Demerec (1937), who studied lethal allels of y-ac, pn, w, ct, t, lz, v, m, dy, wy, s, g, ty, f and Bx genes and found that all of them were deficiencies, seem to favour the first possibility. But the facts that 1) not all of the lethals studied by other authors were found to be deficiencies, 2) that the visible mutations prove mostly to be independent of any

chromosome rearrangements, and finally, 3) the improbability of a suggestion that point mutations never affect viability sufficiently strongly to make the individual inviable, suggest that a rather considerable portion of lethals must be due to point mutations. In that case the similarity of frequency-dosage curves of lethals and of minute rearrangements would suggest that the mechanisms of these two types of changes are essentially similar.

This important conclusions is, however, arrived at from indirect evidence and its direct prove would require a study of frequency-dosage relations not in the case of mixed group of genetic changes but in the case of point mutations taken separately. The best data of that kind have been obtained by Haskins (1935) and Haskins and Enzmann (1936, 1938). These authors studied the frequency of somatic mutations of the eosin gene in X-rayed male larvae at different dosages and obtained a curve very closely fitting a straight line. Thus their results do not contradict the suggestion of the mechanism of point mutations and minute chromosome rearrangements being essentially similar.

Heptner and Demidova (1936) studied the frequency-dosage relations in cases of different loci of the X-chromosome of Drosophila melanogaster and found that the curve of frequency of Notch and forked-Bar deficiencies was very close to a straight line. As deficiencies represent minute chromosome rearrangements, these data are in complete agreement with those reported in the present paper.

The last conclusion to be drawn from our data bears on the frequency of occurrence of minute chromosome rearrangements in nature. If their curve of frequency and hence their mechanism are alike to those of point mutations, the relative frequencies of these two kinds of changes at different X-ray doses, including the zero dose, must remain constant. This means that the relative frequency of minute rearrangements in nature must be the same as that found in X-ray experiments, and hence rather high. This conclusion disagrees with Ssacharov's (1936, 1938) and Masing's (1938) data, as these authors studying the cytology of spontaneous and chemically induced lethals found them to be independent of any chromosome rearrangements, but it agrees with the data of Slizynsky (cited by Demerec, 1937), who also studied the spontaneous lethals cytologically and found a fairly high percent of rearrangements among them.

Thus, the main conclusions arrived at in the present paper can be summarized as follows:

1. The frequency of minute chromosome rearrangements in Drosophila melanogaster, as determined by the frequency of yellow „mutations" in the sc^8 chromosome varies approximately proportionally to X-ray dosage, its dependence upon the dosage showing thus no significant difference from that of lethal mutations.

2. This fact suggests that either the vast majority of lethals are due to minute chromosome rearrangements, or that the mechanism of point mutations is essentially similar to that of minute rearrangements.

3. At the same time we are bound to assume that the mechanisms of minute and gross chromosome rearrangements are essentially different.

4. The assumed similarity of the dependence of minute rearrangement and of point mutation frequencies upon X-ray dosage suggests that the relative frequency of these two kinds of genetic changes in nature must be the same as in X-ray experiments and hence the frequency of minute rearrangements in nature must be fairly high.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

Х. Ф. КУШНЕР

СОСТАВ КРОВИ ЛОШАДЕЙ, ОСЛОВ И МУЛОВ, В СВЯЗИ С ГЕТЕРОЗИСОМ МУЛОВ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

Постановка вопроса

Лошади в отношении картины крови являются, пожалуй, наиболее изученным объектом из всех остальных с.-х. животных. Здесь бесспорно установлены породные различия по основным компонентам крови, связанным с ее окислительными функциями, при этом показано, что наиболее высокими показателями отличаются лошади верхового и рысистого типа. В последние годы у нас в СССР проведено несколько интересных работ в направлении установления связи между составом крови и рабочей производительностью лошадей. Так, Солун и его сотрудники [43, 44] изучали изменение количества молочной кислоты, сахара и резервной щелочности крови лошадей за время их работы при различных напряжениях. Авторы установили, что лошади с меньшей лабильностью показателей крови имеют большую работоспособность. Работники Грузинской зоостанции установили по 25 лошадям высокую корреляцию между резвостью и следующими показателями крови: с числом эритроцитов коэффициент корреляции был равен 0.49, с содержанием гемоглобина 0.55 и с сухим остатком крови 0.639 *. При этом испытания на резвость производились многократно в условиях разных грунтов. Ветухов [2] провел изучение содержания гемоглобина и числа эритроцитов в крови 15 рысаков в связи с их резвостью и 28 одновозрастных лошадей рабочего типа (6 — 9 лет) в связи с их работоспособностью. В обоих случаях установлены весьма значительные связи. Так, например, по второй группе: а) лошади с низкой работоспособностью имели 4.7—5.1 млн. эритроцитов и 57 — 61% гемоглобина, б) со средней производительностью 5.3 — 5.8 млн. эритроцитов и 58 — 74% гемоглобина и в) с высокой работоспособностью 7.0 — 7.5 млн. эритроцитов и 71—75% гемоглобина.

В настоящей работе мы ставили своей основной задачей выяснить видовые различия в картине крови ослов и лошадей и проследить, как эти особенности крови сочетаются у гибридов-мулов. При этом наиболее важным было выяснение вопроса о том, в какой степени гибридная мощность мулов, их гетерозис, связан с особенностями их крови, т. е. мы хотели изучением одной из важнейших систем в организме — крови — приблизиться к разгадке одного из замечательных явлений биологии — гетерозиса гибридных животных.

Из громадного количества компонентов крови, обусловливающих такое множество ее функций, как транспортировка пищи, гормонов, кислорода и всякого рода продуктов выделения, защита организма от попавших в него вредных начал, обеспечение иммунитета и т. д., мы остановились лишь на немногих показателях крови: на содержании гемоглобина, числе

* В качестве методической ошибки авторов следует отметить, что при расчете этих корреляций включались скакуны разной кровности и пола.

эритроцитов, величине эритроцитов и резервной щелочности. Однако, поскольку эти показатели являются ответственными за такие важнейшие процессы в организме, как окисление, транспортировка аминокислот и поддержание кислотно-щелочного равновесия, мы полагали, что они, в первую очередь, должны быть связаны с продуктивными качествами животных и в данном случае с работоспособностью. Значение эритроцитов и содержащегося в них гемоглобина для процессов дыхания путем разноса кислорода из легких к тканям общеизвестно. Несколько менее освещенным является вопрос о роли резервной щелочности крови. Как известно [3, 17, 18, 21], одним из самых замечательных свойств крови является весьма стойкое сохранение своей слабощелочной реакции даже при введении в нее кислот. При введении же в кровь чрезмерно больших количеств кислоты организм скорее гибнет, допуская лишь очень незначительное снижение pH (опыты Сцилли на кроликах и собаках). И это свойство крови имеет весьма важное значение для жизнедеятельности, так как если бы легко устанавливалась кислая или резкощелочная реакция крови, то этому неизбежно сопутствовали бы вредные для организма изменения в реакции обмена веществ: в первом случае это были бы ацидотические (кислотные) процессы обмена веществ, во втором — алкалотические (щелочные).

Сохранение кислотно-щелочного равновесия в организме обусловливается, в основном, наличием в плазме крови буферных систем: карбонатной ($H_2CO_3 + NaHCO_3$) и фосфатной ($NaH_2PO_4 + Na_2HPO_4$), а также и значительными буферными функциями белков крови и, в первую очередь, гемоглобина. Сущность сохранения кислотно-щелочного равновесия заключается в том, что с поступлением в кровь кислоты бикарбонаты связывают ее, при этом из них вытесняется CO_2, которая уже выдыхается легкими. Таким образом, от запасов в крови буферных соединений зависит, например, способность организма нейтрализовать поступающие кислотные продукты утомления мышц. Понятно поэтому, что с уменьшением этого запаса или, как его чаще называют, резервной щелочности крови, в организме снижается способность к напряженной мускульной работе. Так, Пирогов установил определенную связь между выносливостью лошадей при напряженной работе на скачках и запасом щелочности в крови.

Материалы и методы исследования

Определение резервной щелочности крови обычно проводится методом Ван-Слайка, путем вычисления объемного процента CO_2, которая вытесняется бикарбонатами. Однако этот метод для работы в полевых условиях довольно громоздок и требует специальной аппаратуры. Более простым и дающим сходные результаты со способом Ван-Слайка является метод Неводова [12]; последний предложил определять общую щелочность непосредственным титрованием растворенной в сантинормальной соляной кислоте крови децинормальным раствором едкого натра. При этом по разнице между количеством едкого натра, идущего на нейтрализацию чистой HCl и разведенной в ней крови, определяется количество щелочи во взятой пробе крови; результаты титрования затем перечисляются на количество мг % щелочи в 100 $см^3$ крови.

В отношении интересующих нас показателей крови лошадей существует довольно много указаний об их высокой лабильности в зависимости от условий существования животного. Так, для лошадей можно считать бесспорно доказанным, что в результате непродолжительной тяжелой работы имеет место значительное повышение числа эритроцитов, несколько в меньшей степени увеличивается содержание гемоглобина *, увеличение коли-

* Это различие в степени увеличения количества эритроцитов и гемоглобина скорее всего обусловлено тем, что при напряженной работе кроветворная система и резервуары крови выбрасывают в кровяное русло менее зрелые эритроциты.

чества молочной кислоты, падение резервной щелочности и т. п. [Scheunert und Krzywanek [38], [40], [41]; Scheunert und Müller [39]; Solun [44]; Schuster [43]; Schremer [37]; Eftimesku [24]; Пирогов, Малышев, Кудрявцев [11], Преображенский, Шпайер [15] и др.]. Однако регулирующее действие организма настолько велико, что, по данным Schremer [37], лошади после тяжелой работы очень скоро, а после искусственного обескровливания (на 5 литров крови) уже через 5 часов приходят к норме по числу эритроцитов, лейкоцитов и химическому составу крови. Аналогичные данные о регулирующей способности организма в отношении резервной щелочности приводят Scheunert und Müller [39]. Имеется много указаний о влиянии на показатели крови лошадей высоты местности над уровнем моря, о существовании закономерной изменчивости резервной щелочности в течение суток [Duerst [23]; Schäper [36]; Obuch [33]].

Поэтому мы в своей работе стремились исключить все предпосылки, которые затрудняли бы сравнимость животных в интересующих нас направлениях.

Материалом для исследования состава крови лошадей, ослов и мулов послужили животные Ташкентского конзавода № 68. Всего здесь было исследовано 200 голов в промежутке времени между 10 и 25 ноября 1937 г. Кровь бралась у животных натощак по утрам, после ночного отдыха, из яремной вены; в неоксалированном виде кровь сразу поступала в анализ на гемоглобин, тут же делался мазок, заполнялся меланжер для счета эритроцитов, и 0.20 см^3 крови разводилось в 10 см^3 сантинормальной соляной кислоты для последующего определения щелочности по методу Неводова.

Определение гемоглобина производилось по гемометрам Сали, до и после работы сверенным по стандартам Московского института переливания крови. Число эритроцитов определялось в камерах Тома-Цейса. Определение размеров эритроцитов производилось уже в Москве по сухим неокрашенным мазкам, фиксированными на воздухе, путем измерения диаметров 50 эритроцитов с каждого мазка с помощью окулярмикрометра под микроскопом Zeiss при окуляре 20 и иммерсионном объективе 120. Расчеты поверхности и объема эритроцитов производилось по формулам Götze [26], при этом толщина эритроцитов измерялась по небольшому количеству животных в „толстой капле". Во всех случаях, когда количество животных в группе было не менее 8, материал обработан биометрически, в остальных же случаях определялись лишь среднеарифметические. Величина ошибки m_Σ для диаметра эритроцитов по группе животных вычислялась по формуле $m_\Sigma = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$, где m_1 — средняя ошибка на число измеренных эритроцитов в мазке и m_2 — ошибка на число животных в группе.

В породном отношении состав исследованных животных был следующий: все ослы представлены чистопородными животными бухарской породы, взрослые матки — кобылы — в основном представлены тем типом лошадей, который идет и шел в заводе под мулопроизводство (лошади рабочего и упряжного типа, называемые далее муломатками). Для выяснения породных различий по показателям крови лошадей исследовано небольшое количество кобыл чистопородных и полукровных рысаков, а также метисы разных генераций между англичанами и ахал-текинцами. В группы жеребят 1935, 1936 и 1937 гг. рождения попали $^1/_2$-кровные и $^3/_4$-кровные англичане и полукровные рысаки, так как жеребята той же породы, что и муломатки, в заводе в настоящее время отсутствуют по той простой причине, что жеребцами-производителями завода являются только чистокровные англичане, рысаки или ахал-текинцы.

Исследованные мулы представляют собой гибридов, полученных от скрещивания в заводе бухарских ослов с упомянутыми выше муломатками. Мулы-самцы, начиная с 1935 г. рождения и старше, представляют собой

кастратов, оперированных в полуторалетнем возрасте. К сожалению, по независящим от нас обстоятельствам, не удалось подобрать идентичные по возрастному составу группы взрослых кобыл, ослиц и мулиц. Так, группы взрослых кобыл-муломаток и ослиц почти наполовину состоят из животных старше 10-летнего возраста, в то время как взрослые мулицы представлены лишь животными 1933 г. рождения. Не в такой степени, но также более молодым является состав группы рысистых и англо-текинских кобыл. Однако это не должно нас особенно смущать по той простой причине, что, как это будет указано ниже, трудно установить какую-либо определенную закономерность возрастной изменчивости у животных, уже достигших зрелого возраста.

Здесь же, пожалуй, будет уместно указать, что для проверки точности наших анализов мы вычислили, по наиболее многочисленной группе животных — по 24 муломаткам, коэффициенты корреляции между показателями крови. Эти коэфициенты оказались следующими: между числом эритроцитов и содержанием гемоглобина $r = 0.90 \pm 0.045$ и между щелоч-

Промеры лошадей, ослов

	Лошади				
	n	выс. в холке M ± m	обхват груди M ± m	обхват пясти M ± m	n
Самки:					
взрослые англо-текинцы разн. кровн.	5	152.25	172.5	18.62	—
взрос. 1/2 кр. рысаки	6	151	174.25	20.12	—
„ ч/п. рысаки	3	158	181.66	20.33	—
„ муломатки	24	155.47 ± 1.26	180.6 ± 2.18	20.5 ± 0.31	—
взрослые ослицы	—	—	—	—	16
Мулицы 1933 г. рожд.	—	—	—	—	—
Самки 1934 г. рожд.	—	—	—	—	3
„ 1935 г. „	—	—	—	—	6
„ 1936 г. „	—	—	—	—	4
Самцы:					
взрослые производители	—	—	—	—	6
самцы 1933 г. рожд.	—	—	—	—	—
„ 1934 г. „	—	—	—	—	4
„ 1935 г. „	—	—	—	—	8
„ 1936 г. „	—	—	—	—	5

ностью и содержанием гемоглобина $r = 0.79 \pm 0.079$. Такая высокая корреляция в первом случае понятна и общеизвестна (Kronacher, Böttger и др.), во втором же случае она также станет понятной, если мы обратимся к недавней работе Henderson and Greenberg [27], которые экспериментально установили, что около 80% щелочи крови находится в гемоглобине.

В табл. 1 представлены промеры исследованных нами животных; отсутствие в таблице данных по молодняку 1937 г. рождения обусловлено тем обстоятельством, что молодняк до годового возраста в заводе не измерялся.

Результаты исследования

Результаты обработки анализов крови по основным группам животных сведены в табл. 2. Для более наглядного представления, на основании этой таблицы, в дальнейшем приводится несколько графиков.

Остановимся, прежде всего, на рассмотрении вопроса о половом диморфизме и возрастной изменчивости исследованных нами показателей крови.

а) Возрастная изменчивость и половой диморфизм по показателям крови

В отношении полового диморфизма взрослых лошадей абсолютное большинство исследователей [Duerst [23]; Endlich [25]; Götze [26]] устанавливают более высокие показатели гемоглобина и числа эритроцитов у жеребцов по сравнению с кобылами. Более высокое у жеребцов содержание резервной щелочности установили Obuch [33]; Madrow [30]; Eftimesku [24].

К сожалению, нам не удалось провести анализа крови жеребцов, но по взрослым ослам наши выводы совершенно аналогичны: самцы превосходят самок по числу эритроцитов в 1 мм³ по животным 1934 г. рождения на 54% и по животным старших возрастов на 44%; по гемоглобину соответственно на 53 и 41% и по щелочности крови на 27 и 23%.

Однако хочется подчеркнуть существующие здесь возрастные особенности в выраженности полового диморфизма по показателям крови. График (фиг. 1), построенный на основании табл. 2, дает довольно наглядное

и мулов конзавода № 68

Таблица 1

Ослы			Мулы			
выс. в холке M ± m	обхват груди M ± m	обхват пясти M ± m	n	выс. в холке M ± m	обхват груди M ± m	обхват пясти M ± m
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
119.67 ± 0.58	129.93 ± 0.93	14.8 ± 0.14	—	—	—	—
—	—	—	5	144.9	166	18
125.3	132.66	14.83	8	142.25 ± 2.33	158.57 ± 2.77	17.78 + 0.3
119.66	123.66	14.08	10	138.8 ± 1.53	152 ± 2.27	17.55 ± 0.39
119	125.25	14.87	10	130.63 ± 1.37	140.75 ± 1.5	16.56 ± 0.24
124.66	142.16	16.33	—	—	—	—
—	—	—	1	149	172	19
122	138	15.75	10	137.9 ± 1.47	154 ± 1.996	17.65 ± 0.07
122 ± 3.28	130 ± 3.79	15.69 ± 0.46	6	136.66	150	17.5
118.2	123.6	14.6	11	130.27 ± 1.5	135.73 ± 1.11	16.46 ± 0.04

представление об изменении с возрастом полового диморфизма по показателям крови у ослов. Как видим, общая закономерность здесь такая: у молодых животных до 1.5-летнего возраста самки в сравнении с самцами имеют более высокие показатели по числу эритроцитов в 1 мм³, содержанию гемоглобина и резервной щелочности крови, причем с возрастом все эти показатели у самок определенным образом снижаются. У ослов-производителей картина возрастной изменчивости показателей крови иная: будучи в возрасте до 1.5 лет ниже, чем у самок, они однако имеют тенденцию с возрастом увеличиваться и в период наиболее активного полового созревания (1.5—2.5 лет) перегоняют соответствующие показатели самок; и во взрослом состоянии, как мы видели выше, эти половые различия у ослов в пользу самцов весьма значительны.

Соглашаясь с литературными указаниями о более повышенных значениях по интересующим нас показателям крови у жеребцов-производителей по сравнению с кобылами, мы однако отмечаем, что наш материал и по лошадям требует подчеркнуть то положение, что еще в полуторалетнем возрасте (см. в табл. 2—жеребята 1936 г. рождения) все 3 показателя крови кобылок являются более высокими, чем у жеребчиков. Анало-

Таблица 2

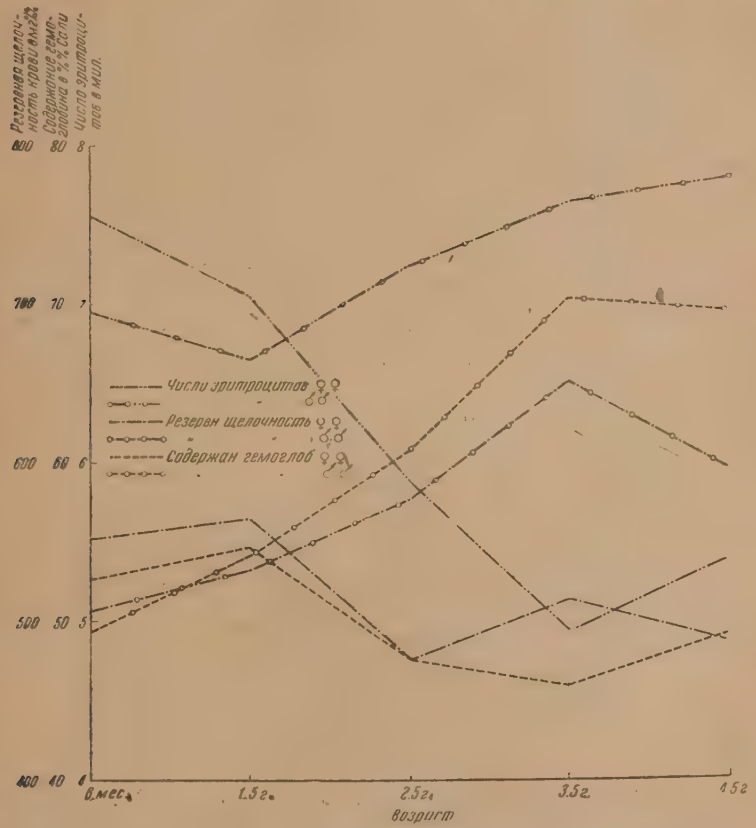
Показатели крови лошадей, ослов и мулов в возрастном разрезе

Пол, год рождения	Лошади				Ослы				Мулы			
	n	число эритроц. M ± m	гемоглобин M ± m	рез. щел. M ± m	n	число эритроц. M ± m	гемоглобин M ± m	рез. щел. M ± m	n	число эритроц. M ± m	гемоглобин M ± m	рез. щел. M ± m
1937 год												
кобылки	—	—	—	—	5	7.57	52.68	552	9	9.86 ± 0.59	59.74 ± 2.42	669 ± 30.6
жеребчики	6	8.608	48.05	530	8	6.95 ± 0.46	49.25 ± 1.72	508 ± 17.4	1	10.58	64.8	720
1936 год												
кобылки	8	9.73 ± 0.45	61.78 ± 1.96	682 ± 25.4	4	7.027	54.77	565	10	9.14 ± 0.35	60.73 ± 1.97	628 ± 21.6
жеребчики	10	8.49 ± 0.41	55.05 ± 0.83	624 ± 12.2	5	6.64	54.1	532	11	9.47 ± 0.5	64.1 ± 3.11	738 ± 34.4
1935 год												
кобылки	3	9.57	63.16	693	6	5.868	47.71	476	10	7.43 ± 0.29	55.9 ± 1.65	596 ± 16
жеребчики	—	—	—	—	8	7.23 ± 0.77	60.64 ± 3.92	577 ± 24.2	6	8.84	60.98	670
1934 год												
кобылки	—	—	—	—	3	4.95	46.03	513	8	7,16 ± 0.25	53.12 ± 1.6	585 ± 16
жеребчики	—	—	—	—	4	7.64	70.52	650	10	7.85 ± 0.41	58.11 ± 2.1	604 ± 26.4
Взрослые матки	24	6.847 ± 0.22	48.49 ± 1.1	548 ± 8.8	16	5.408 ± 0.27	49.36 ± 0.97	488 ± 19.8	5	7.408 ± 0.15	54.4 ± 1.5	572 ± 29.2
„ самцы	—	—	—	—	6	7.81	69.48	600	1	7.32	59.9	600

Примечание 1. Мулы-самцы 1935 г. и старше кастрированы в полуторалетнем возрасте.

Примечание 2. В графе „взрослые матки-лошади" поставлены данные лишь по муломаткам.

гичные зависимости нами были получены[9] в 1936 г. при исследовании состава крови крупного рогатого скота калмыцкой породы, когда мы у телочек до 6—8-месячного возраста установили больше эритроцитов в 1 мм³ и более высокое содержание гемоглобина, чем у соответствующей в породном и возрастном отношении группы бычков, при резко выраженном обратном соотношении по картине крови у взрослых быков и коров.



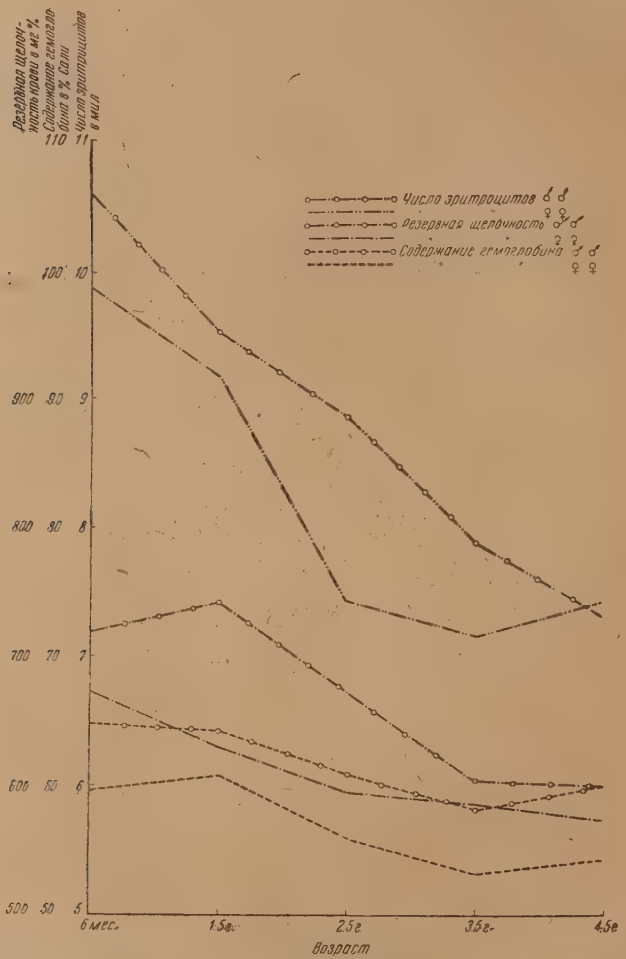
Фиг. 1. Половой диморфизм и возрастная изменчивость по показателям крови у ослов

Наконец, в 1937 г. при исследовании крови верблюдов в Казахстане нами установлены более высокие показатели по числу эритроцитов, содержанию гемоглобина и резервной щелочности у молодых верблюдов женского пола по сравнению с самцами того же возраста (6—8 мес.).

Пред нами, таким образом, довольно закономерное явление: у молодняка крупного рогатого скота, лошадей, ослов и верблюдов животные женского пола имеют более высокие показатели по содержанию гемоглобина, числу эритроцитов и резервной щелочности крови, тогда как во взрослом состоянии, наоборот, имеется резко выраженный половой диморфизм по этим показателям в пользу самцов. По всей вероятности, это связано с определенными различиями в интенсивности обмена веществ между

самцами и самками; при этом в молодом возрасте животным этих видов свойственна бо́льшая интенсивность обмена веществ у самок, в зрелом же состоянии — у самцов.

Что касается полового диморфизма и возрастной изменчивости показателей крови у мулов, то мы должны отметить определенные особенности (фиг. 2). Во-первых, в отношении всех трех показателей крови, как у самцов, так и у самок, имеется тенденция падения их с возрастом; при этом по степени снижения с возрастом на первом месте стоит число



Фиг. 2. Половой диморфизм и возрастная изменчивость показателей крови у мулов

эритроцитов, затем резервная щелочность крови и, наконец, меньше всего падает с возрастом содержание гемоглобина. В результате этого оснащенность одного эритроцита гемоглобином с возрастом увеличивается. Вторая особенность мулов заключается в том, что во всех возрастных группах по всем трем показателям крови самцы стоят выше самок. Даже в группах $2^1/_2$, $3^1/_2$ и $4^1/_2$-леток, где исследованные нами самцы представляют собой кастратов, эти половые различия по показателям крови в пользу самцов

остаются весьма значительными. Если отбросить группу $4^1/_2$-леток, в которой самцы представлены лишь одним животным, и вычислить различия в показателях крови по $3^1/_2$-леткам, то преимущество самцов в процентах окажется следующим: по числу эритроцитов — 10%, по содержанию гемоглобина 9.3% и по щелочности крови — 3.2%.

Далее, естественно, возникает вопрос о различиях в показателях крови внутри групп взрослых кобыл и ослиц в зависимости от возраста. Для нас это имеет еще конкретное методическое значение, поскольку, как мы говорили выше, группы кобыл-муломаток и ослиц представлены почти наполовину животными в возрасте старше 10 лет, тогда как состав остальных групп взрослых маток более молодой. В табл. 3 нами произведена разбивка групп взрослых муломаток и ослиц на 2 подгруппы, в зависимости от возраста: 1) матки в возрасте 4—10 лет и 2) матки в возрасте старше 10 лет.

Таблица 3

Возрастные группы	Муломатки				Ослицы			
	n	число эритроц.	гем.	резервн. щелоч.	n	число эритроц.	гем.	резервн. щелоч.
Матки в возрасте 4—10 лет .	13	6.71	47.5	548	8	5.44	49.7	494
» старше 10 лет . . .	11	7.15	49.5	550	8	5.34	49.0	484

В обоих случаях трудно установить какие-либо закономерные изменения с возрастом показателей крови среди животных, достигших уже зрелости.

Поэтому мы в дальнейшем считаем возможным допускать сравнение групп взрослых животных, даже несколько отличающихся по возрастному составу.

Перед тем как покончить с возрастной изменчивостью, разберем еще вопрос о существующих в этом отношении различиях по величине эритроцитов.

В табл. 4 приведены диаметры эритроцитов исследованных нами животных в возрастном разрезе. Статистическая ошибка средней m_Σ вычислялась по формуле $m_\Sigma = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$, принцип которой изложен выше.

Таким образом, как общую закономерность в отношении лошадей, ослов и мулов можно отметить определенную тенденцию увеличения диаметра эритроцитов с возрастом. При этом наибольшими диаметрами во всех возрастных группах отличаются эритроциты ослов. Мулы, повидимому, наследуют более мелкие эритроциты лошади. В этом отношении наши данные совпадают с выводами Голенко [4], Ивановой [7] по крупному рогатому скоту, Боголюбовой (по овцам) и Серебровского [16] (по курам) о доминировании в скрещиваниях мелких эритроцитов.

б) Межпородные различия по показателям крови у лошадей

Мы уже упоминали, что для выяснения межпородных различий по показателям крови лошадей в условиях одного хозяйства нами, помимо основной группы кобыл, шедших под мулопроизводство, так называемых муломаток, в том же конзаводе произведено исследование состава крови небольшого количества рысистых кобыл (чистокровных и полукровных) и метисов разных кровностей англо-текинцев. Результаты обработки этих данных сведены в табл. 5. Для сравнения здесь же приведены показатели крови по муломаткам.

Таблица 4

Размеры эритроцитов лошадей, ослов и мулов, в микронах (μ)

Группы животных	Лошади				Ослы				Мулы			
	самки		самцы		самки		самцы		самки		самцы	
	n	$M \pm m_\Sigma$	n	$M \pm m_\Sigma$	n	$M \pm m_\Sigma$	n	$M \pm m_\Sigma$	n	$M \pm m_\Sigma$	n	$M \pm m_\Sigma$
1937 год рождения . . .	—	—	6	5.38	5	5.95	8	6.09 ± 0.111	9	5.505 ± 0.107	1	5.25
1936 „ „	8	5.38 ± 0.089	10	5.51 ± 0.081	4	6.0	5	6.13	10	5.85 ± 0.06	10	5.54 ± 0.075
1935 „ „	3	5.62	—	—	6	6.08	8	6.11 ± 0.094	10	5.91 ± 0.073	6	5.75
1934 „ „	—	—	—	—	3	6.25	4	6.23	8	5.99 ± 0.108	9	5.846 ± 0.122
Взрослые животные . . .	24	5.91 ± 0.073	—	—	15	6.32 ± 0.079	6	6.14	5	5.75	1	5.48
Взр. кобылы англо-тек. разн. кровей	5	5.97	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Взр. кобылы ½ кр. рысаки .	6	5.84	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
„ „ ч/п. рысаки .	3	6.06	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Превышение в процентах показателей муломаток чистопородными рысаками и англо-текинцами соответственно равно: по числу эритроцитов 16 и 23.5%, по содержанию гемоглобина — 21.5 и 22.0% и по резервной щелочности крови 18 и 15%.

Таким образом, наши данные подтверждают установленное многими авторами (Bonard [20], Endlich [25], Müller [32], Duerst [23], Montandon [31], Döppert [22], Yakimoff und Kohl [45], Madrow [30], Götze [26], Зайцев [6]) положение о лучшей оснащенности крови гемоглобином и эритроцитами рысистых и верховых пород по сравнению с породами тяжелого рабочего типа.

Точно также и в отношении резервной щелочности крови более высокие показатели у беговых и рысистых по сравнению с лошадьми рабочего типа установили Yakimoff und Kohl [45], Eftimesku [24], Неводов [12] и др. Так, по Неводову, при исследовании 200 голов лошадей эти различия в содержании резервной щелочности были следующие: у рысаков — 560—620 мг %, у обозных лошадей РККА — 540—580 мг % и у тяжеловозных пород 470—540 мг %.

в) Различие в показателях крови лошадей, ослов и мулов

Для выяснения вопроса о межвидовых различиях по составу крови лошадей, ослов и гибридов между ними — мулов, нами в табл. 6 и в графиках произведены выборки таких групп животных, которых мы считали наиболее сравнимыми для этих целей. Так, из нескольких породных групп взрослых кобыл нами взята для сравнения с ослицами и мулицами лишь группа муломаток, поскольку кобылы только этой группы шли под мулопроизводство. Что касается молодых животных 1935, 1936 и 1937 гг. рождения, то здесь дело обстоит несколько хуже, так как молодняк лошадей представлен лишь полукровными и ¾ кровными рысаками и англо-текинцами, что не дает возможности сравнивать их с мо-

лодыми мулами, матери которых не кровные кобылы, а лошади обычного рабочего типа. Поэтому по молодняку 1935, 1936 и 1937 гг. рождения мы считали недопустимым вести сравнение лошадей с мулами и ослами, сравнение же ослов и мулов в этом отношении является вполне законным.

Таблица 5

Межпородные различия по показателям крови у кобыл

Порода	Количество животных	Показатели крови		
		Число эритроцитов, в млн.	Содержание гемоглоб., по Сали	Резервная щелочность крови, в мг %
Муломатки	24	6.84	48.4	548
1/2 кровн. рысаки . .	6	7.81	53.6	616
Чистопород. рысаки .	3	7.93	58.9	646
Англо-текинцы . . .	5	8.44	59.1	632

В табл. 6 приведены вычисленные, на основании табл. 2, превышения в показателях крови мулов и лошадей над ослами (в %%).

Таблица 6

Преимущество в показателях крови мулов и лошадей над ослами (в %%)

Группы животных	По самкам			По самцам		
	по числу эритроцитов	по содержанию гемоглоб.	по резерв. щелочн. крови	по числу эритроцитов	по содержанию гемоглоб.	по резерв. щелочн. крови
Мулы 1937 г. рожд. . .	30.0	13.2	21.0	52	31.1	41.6
Мулы 1936 „ „ . .	30.0	11.0	11.3	42.8	18.4	39.0
Мулы 1935 „ „ . .	26.5	17.1	25.2	—	—	—
Мулы 1934 „ „ . .	44.8	15.2	14.1	—	—	—
Взрослые мулы . . .	37.0	11.2	17.0	—	—	—
Взрослые лошади . . .	26.5	—1.8	12.3	—	—	—

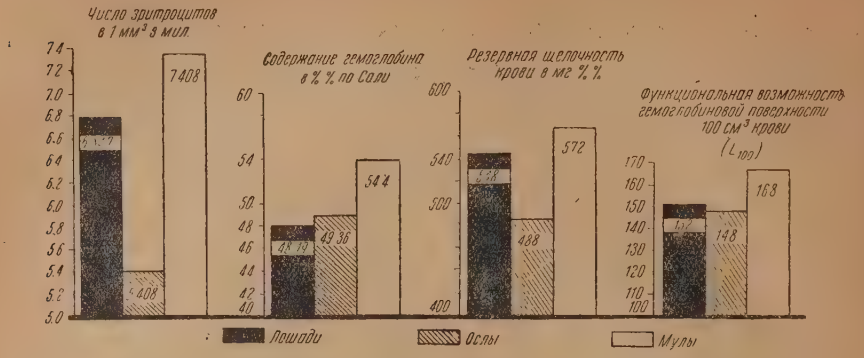
Примечание. По взрослым мулам-самцам, начиная с 1935 г. рождения и старше, сравнение с ослами не производится, так как мулы — кастраты, а ослы — производители.

Таблица позволяет нам заключить о наиболее высокой оснащенности крови мулов и лошадей по сравнению с ослами. Наиболее рельефно это преимущество мулов над ослами выражено по числу эритроцитов (26.5—52%), однако и по остальным двум показателям—содержанию гемоглобина и резервной щелочности — оно совершенно бесспорно.

В наиболее наглядной форме различия в составе крови лошадей, ослов и мулов по группе взрослых маток представлены на фиг. 3. Здесь мы констатируем весьма замечательное явление: гибриды между лошадью и ослом — мулы имеют гораздо лучшее оснащение крови, чем обе исходные родительские формы, а именно, — по всем трем исследованным нами показателям крови мулы-самки стоят много выше кобыл и ослиц.

Табл. 7 показывает, насколько эти различия статистически достоверны (по таблицам Стьюдент-Фишер),

Как видим, различия в пользу мулов в показателях крови из-за небольшого количества голов в группе мулиц ($n = 5$), хотя и не всегда



Фиг. 3. Различия в показателях крови лошадей, ослов и мулов (по взрослым ♀♀)

превышают свои ошибки в 3 раза, но они в абсолютном своем выражении весьма значительны и безусловно отражают существующие здесь закономерности.

Таблица 7

Различия в показателях крови ослов, лошадей и мулов и их статистическая достоверность

Показатели	Разница между: мулицами и муломатками	вероятн. в % достоверности разницы	мулицами и ослицами	вероятн. в % достоверности разницы
Число эритроцитов, в млн.	0.568 ± 0.26	97	1.998 ± 0.31	100
Содержание гемоглобина, по Сали	5.89 ± 1.86	100	5.02 ± 1.78	99
Резервн. щелочность крови, в мг %	24 ± 30.4	57	94 ± 35.2	99

Если, наконец, произвести на основании полученных нами исходных данных расчеты величин L_{100}, представляющих собой, по Гетце, показатели функциональной возможности гемоглобиновой поверхности 100 см³ крови (вычисляется по формуле $L_{100} = \frac{O_{100} \cdot Hgl_{100}}{V_{100} \cdot 0{,}1}$

где: O_{100} — общая поверхность эритроцитов 100 см³ крови, V_{100} — общий объем эритроцитов в 100 см³ крови и Hgl_{100} — содержание гемоглобина в 100 см³ крови, выраженное в граммах *, то интересующие нас межвидовые различия можно свести к показателям табл. 8.

Поскольку величина L_{100} является как бы производной от 3 исходных показателей крови: числа эритроцитов, их размера и содержания гемоглобина, ею очень удобно иллюстрировать сущность своих выводов. Показатель L_{100} у взрослых мулов на 10.5% выше, чем у муломаток, и на 13.5% выше, чем у ослиц. Как видим, эти превышения в процентах

* Перечисление наших показателей гемоглобина в единицах Сали в абсолютное содержание в граммах произведено по формуле Бюркера: $Hgl_{100} = \frac{h \cdot 17.3}{100}$, где h — содержание гемоглобина по Сали.

несколько ниже, чем, например, превышения по одному лишь числу эритроцитов, но они достаточно высоки, чтобы говорить о большей окислительной способности 100 см³ крови мулов по сравнению с исходными видами.

Нам думается, что это лучшее оснащение крови мулов, по сравнению с исходными родительскими формами, является одной из причин проявления у этих животных гетерозиса по рабочим качествам *). Физиологическая сторона этой связи работоспособности с оснащением крови также вполне понятна. Адамец [1], например, по этому вопросу приводит данные из опытов Ранке над мышцами кроликов и вместе с Вилькенсом заключает: „Ранке доказал, что мускул дает бо́льшую или меньшую работу в связи со своим содержанием крови". И далее: „Между работоспособностью и содержанием крови мускула существует определенное соотношение". Данные физиологии определенно говорят, что продукты утомления мышц накапливаются в организме в значительно меньшей степени, когда работающие мускулы получают из крови достаточное количество кислорода для окисления. В этом отношении наши данные бесспорно показывают, что по окислительной способности крови мулы стоят выше, чем исходные родительские формы, т е. лошади и ослы. И в этом мы видим наиболее интересный вывод настоящей работы, поскольку он приближает нас к раскрытию механизма гетерозиса гибридов.

Таблица 8

Видовые различия по показателям крови

Виды животных	R	Du	Di	O_1	O_{100}	V_1	V_{100}	Hgl_{100}	Hgl_1	L_{100}
Муломатки	6.847	5.91	1.9	76.0	52	42.7	29.3	8.56	12.5	152
Ослицы	5.408	6.32	1.9	84.5	45.8	49	26.6	8.6	15.9	148
Мулицы взрослые . . .	7.408	5.75	1.9	72.5	53.7	40.6	30.1	9.4	12.7	168
Мулицы 1934 г. рожден.	7.16	5.99	1.9	77.5	55.6	44.1	31.6	9.2	12.8	162

где: R — число эритроцитов, в млн. в 1 cmm,
Du — диаметр эритроцита, в μ,
Di — толщина эритроцита, в μ,
O_1 — поверхность одного эритроцита, в μ^2,
O_{100} — общая поверхность эритроцитов 100 ccm крови, выраженная в м²,
V_1 — объем одного эритроцита, в μ^3,
V_{100} — общий объем эритроцитов 100 см³ крови, в см³,
Hgl_{100} — содержание гемоглобина в 100 см³ крови, в г,
Hgl_1 — содержание гемоглобина в одном эритроците, в 10^{-12} г,
L_{100} — функциональная возможность гемоглобиновой поверхности 100 см³ крови, выраженная в Hgl. м²

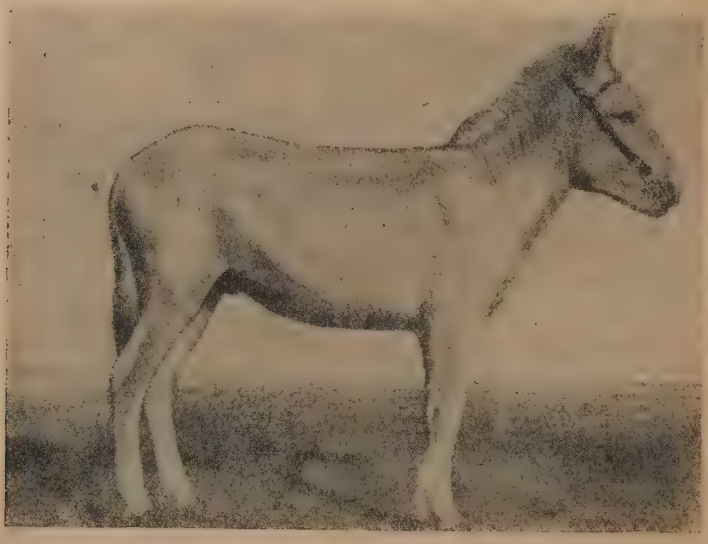
Наши данные о более высоких показателях крови у мулов по сравнению с ослами не совпадают с результатами гематологического исследования мулов и ослов Армении, проведенного в 1929 г. Н. А. Никитиным [13]. На высоте 4000 м над уровнем моря Н. А. Никитин установил среднее число эритроцитов в 1 мм³ для ослов 7.5 млн., для мулов 6.5 млн. и содержание гемоглобина соответственно 76 и 68. Однако Малькмус-Опперман приводит по числу эритроцитов ослов и мулов различия, подобные нашим: 6.2 млн. для мулов и 5.5 — для ослов. Нам думается, что противоположный вывод Н. А. Никитина объясняется скорее всего тем, что автор не учитывал различий в показателях крови, связанных с полом животных, и произвел обработку своих анализов крови суммарно по всем животным, не указав даже полового состава исследованных им групп. Второй мето-

*) Так, в обследованном нами конзаводе № 65, где в мулопроизводстве участвует лучшая порода ослов — бухарская, по сообщению начальника конной части завода т. А. В. Шкургина мулы отличаются значительно большей выносливостью и меньшей утомляемостью, чем лошади.

дической ошибкой автора является, по нашему мнению, взятие крови у разных животных в разное время суток (в 6—8 ч. утра и в 5—6 ч. дня); этот момент также мог существенным образом отразиться на выводах, тем более потому, что автор не учитывал изменчивости показателей крови в течение суток.

В заключение отметим некоторые индивидуальные особенности в оснащении крови исследованных нами животных. Отсутствие на конзаводе сколько-нибудь полных объективных данных о работоспособности отдель-

Фиг. 4. Осел-производитель № 1, 1935 г. рождения. Его показатели экстерьера и крови в табл. 9



Фиг. 5. Осел № 1, 1936 г. рождения. Его показатели крови и экстерьера в табл. 9

ных животных не позволяет разработать этот раздел более подробно, и мы ограничимся поэтому упоминанием тех немногих животных, которые бесспорно считаются в заводе наиболее резвыми или ценными в племенном отношении. К таким животным можно, например, отнести мулицу № 17, 1933 г. рождения, которая на дистанции в 500 м показала резвость 33 секунды. Далее, из групп молодых ослов-самцов конзавод, руководствуясь данными экстерьера и происхождением, выделяет для себя как наиболее ценных в племенном отношении ослов: № 1 — 1935 г. рождения и № 1 — 1936 г. рождения. Ниже (табл. 9) приведены экстерьерные и гематологические показатели этих животных в сравнении со средними показателями остальных животных, соответствующих в возрастном и половом отношениях групп.

Фиг. 6. Мул № 1, 1933 г. рождения. Его показатели: высота в холке — 149, обхват груди — 172 и обхват пясти — 19 см. Число эритроцитов 7.32 млн., содержание гемоглобина 59,9% Сали; резервн. щелочность 600 мг %

Таблица 9

Сравнение по показателям крови и экстерьера лучших индивидов со средними по группе

Показатели экстерьера и крови	Мулицы 1933 г.		Ослы-самцы 1935 г.		Ослы-самцы 1936 г.	
	№ 17	Все остальн.	№ 1	Все остальн.	№ 1	Все остальн.
Высота в холке	148.5	144	140	119.4	132	114.75
Обхват груди	174	164	150	127.1	140	119.5
Обхват пясти	18	18	18	15.35	17	14
Содержание гемоглобина по Сали	57	53.72	75.6	58.5	66.1	51.1
Число эритроцитов, в млн.	7.68	7.34	9.44	6.86	7.35	6.46
Резервная щелочность крови, в мг %	580	570	620	571.4	620	510

Таким образом, у этих животных более высоким экстерьерным качествам (а также и качествам рабочей продуктивности) соответствуют и более высокие показатели крови. К сожалению, в этом отношении наши данные еще немногочисленны, но совпадение их с выводами Ветухова и грузинской зоостанции позволяет утверждать, что при дальнейшем расширении работ в этом направлении не может быть сомнений в значении гематологических исследований лошадей для селекционных целей.

Выводы

В результате проведенного нами анализа крови 200 голов лошадей, ослов и мулов Ташкентского конзавода № 68 на содержание гемоглобина, число и размер эритроцитов и резервную щелочность крови, мы приходим к следующим выводам.

1. В то время как по взрослым животным половой диморфизм по интересующим нас показателям крови всегда сводится к более высоким величинам в пользу самцов, у молодых животных по ослам и лошадям (в данном случае с 6-месячного до $1^1/_2$-летнего возраста) имеет место обратная картина: показатели крови у самок более высокие, чем у самцов. Аналогичное явление мы также констатировали у крупного рогатого скота и у верблюдов и склонны поэтому считать, как закономерность, более интенсивные процессы обмена веществ у молодых самок данных видов, по сравнению с самцами.

2. По всем группам животных в отношении величины эритроцитов установлено совершенно закономерное увеличение ее с возрастом. Содержание гемоглобина, число эритроцитов и резервная щелочность крови имеют ясно выраженную тенденцию падения их показателей с возрастом, за исключением группы ослов-самцов, у которой эти показатели с возрастом увеличиваются.

3. Чистокровные и высококровные лошади рысистых и верховых пород имеют более высокие показатели по гемоглобину, числу эритроцитов и резервной щелочи, чем лошади рабочего типа.

4. Наиболее крупными эритроцитами обладают ослы; мулы наследуют более мелкую величину эритроцитов лошадей.

5. При сравнении между собой взрослых маток лошадей, ослов и мулов установлено, что по числу эритроцитов, содержанию гемоглобина, общей функциональной способности гемоглобиновой поверхности 100 $см^3$ крови и резервной щелочности крови на первом месте стоят мулы, далее идут лошади и, наконец, — ослы. Таким образом, явление гетерозиса мулов по рабочим качествам и выносливости имеет одной из своих причин наиболее высокие показатели окислительной способности их крови. Физиологическое объяснение этого явления заключается в известном положении о том, что работоспособность мышцы во многом зависит от способности обслуживающей ее крови к процессам окисления.

6. По трем животным, считающимся на конзаводе наиболее ценными в хозяйственном и племенном отношениях, показатели крови оказались также более высокими, по сравнению со средними величинами для данной группы животных.

7. В итоге проведенной работы, а также и на основании литературных данных, можно утверждать, что выбранные нами показатели крови могут помочь селекционной практике в оценке лошадей.

Институт генетики
Академия Наук СССР

Поступило
23/I 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Адамец Л., Общая зоотехния, Сельхозгиз, 1931.
[2] Ветухов М. О., Нові цілях і методи оцінки сільськогосподарських тварин при селекції, Збірник науковых праць по розплоду с. г. тварин Укр. Н-дос. ін-т експ. ветер., 1935.
[3] Викторов К. Р., Физиология домашних животных, Сельхозгиз, 1936.
[4] Голенко Г., Исследование некоторых элементов крови при гибридизации крупного рогатого скота, Диссертация, аспирантура ВАСХНИЛ, М. 1936.

[5] Дюрст И., Основы разведения крупного рогатого скота, Сельхозгиз, 1936.
[6] Зайцев В. И., Соматометрические и гематологические исследования к изучению о конституциональных типах лошадей, Ученые записки Казанского ветеринарного инст., 1931.
[7] Иванова О. А., Величина эритроцитов у крупного рогатого скота, Биолог. журн., т. II, вып. 4—5, 1933.
[8] Кольцов Н. К., О наследственных химических свойствах крови, Успехи эксперим. биологии, т. I, вып. 3—4, 1922.
[9] Кушнер Х. Ф., Состав крови крупного рогатого скота в связи с его продуктивностью, Доклады ВАСХНИЛ, 10 (19), 1938.
[10] Кушнер Х. Ф., Состав крови овец в связи с их продуктивностью, Изв. АН СССР, Биолог. сер., № 2, 1937.
[11] Кудрявцев А. А., К физиологии работающей лошади (Внутренние качества лошади), Труды ГИЭВ, т. V, вып. 2, 1928.
[12] Неводов А. П., Клинический метод определения щелочного резерва крови, Лаборат. практика № 3, 1930.
[13] Никитин Н. А., К вопросу изучения и сравнительной оценки картины нормальной крови у однокопытных — мула и осла, Труды Новочерк. Вет. инст., вып. 2, 1934.
[14] Новіков С. Т., Вікові зміни активної реакції і резервної лужності крові в деяких тварин, Експериментальна Медицина, № 3, 1937.
[15] Преображенский Н. и Шпайер Н., Изменения крови у лошадей в различных условиях работы, Труды Московск. Зоовет. ин-та, т. II, 1935.
[16] Серебровский А. С., О наследовании величины эритроцитов у кур, Сб. „Генетика домашней курицы", Москва, 1926.
[17] Bayliss W. M., Neutrality of blood, J. Physiol. v. 53, p. 162, 1919.
[18] Blatherwick N. B., Neutrality regulation in cattle, J. Biol. Chem., v. 41, 1920.
[19] Böttger Th., Konstitution und rotes Blutbild, Zeitschr. f. Züchtung, Reihe B., Bd. 7, H. 1, 1926.
[20] Bonard H., Das normale Blut des Pferdes, sein spez. Gewicht und sein Hämoglobingehalt gemessen mit dem Hämometer von Sahli, Schweiz. Arch. f. Tierheilk., Bd. 61, 1919.
[21] Clogne R., Estimation of blood alkalinity, J. pharm. Chem., v. 21, p. 49—62, 1920.
[22] Döppert, Vergleichende Untersuchungen über den Hämoglobingehalt des Pferdesblutes und seine Beziehungen zur Zahl der Erythrocyten, Deut. tierärzü. Wochenschr., Bd. 29, 1921.
[23] Duerst U., Die Beurteilung des Pferdes, Stuttgart, 1922.
[24] Eftimesku J., Untersuchungen über die Alkalireserve des Pferderblutes, Zeitschr. f. Züchtung, Reihe B., Bd. XIX, 1930.
[25] Endlich R., Untersuchungen über die physiologischen Unterschiede edler und schwerer Pferde, Berlin, 1895. (Цитировано по Götze).
[26] Götze R., Züchterisch-biologische Studien über die Blutausrüstung der landwirtschaftlichen Haustieren, Zeitschr. für Konstitutionslehre, Bd. IX, H. 3/4. 1923.
[27] Henderson Y. and Greenberg L. A., Hemoglobin and the alkali of the blood, The americ. Journ. of Physiology, v. 119, p. 332, 1937.
[28] Henderson L. G., Equilbrium between oxygen and CO_2 in blood, J. biol. Chem., v. 41, p. 401, 1920.
[29] Kronacher C., Böttger Th., Schäper W. und Ogrizek, Bluttrockensubstanz, Individuum und Rasse, Zeitsch. f. Züchtung, Reihe B, Bd. 8, H. 2, 1927.
[30] Madrow Chr., Untersuchungen über das Blut von Noriker und Lippizander Hengsten und Stuten mit besonderer Berücksichtigungen der Rassenunterschiede, Zeitschr. Zücht., Reihe B, Bd. 28, S. 459, 1933.
[31] Montadon L., Цитировано по Götze.
[32] Müller M., Studien über funktionelle Anpassung und über anatomische und physiologische Unterschiede zwischen warm- und kaltblütigen Pferde, Arb. d. Deut. landw. Ges., Heft 189, 1911.
[33] Obuch K., Die Blutalkalireserve bei unseren Haustieren, Wissensch. Archiv f. Landwirtsch., B. Tierernährung und Tierzucht, Bd. IV, H. 1, 1930.
[34] Sattlegger, Die Alkalireserve des Pferdeblutes mit Bezug auf die Haarfarbe, Zeitschr. f. Züchtung, Reihe B, Bd. 23, H. 2, 1931.
[35] Schäper W., „Blutalkalität" und Blutalkalireserveuntersuchungen an Haustieren, Ibid., B. 21, H. 1, 1931.
[36] Schäper W., Der Einfluss verschiedener landwirtschafticher Arbeiten auf die Alkalireserve des Blutes bei Pferden, Ibid., Bd. 20, H. 1, 1930.
[37] Schermer, Die physiologischen Schwankungen verschiedener Eigenschaften des Pferdeblutes, Deutsch. Tierärztl. Wochenschr., Jahrgang 34, H. 39. 1926.
[38] Scheunert A., und Krzywanek F., Über reflektorisch-geregelte Schwankungen der Blütkörperchenmenge, Pfluger's Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 212, 1926.
[39] Scheunert A. und Müller C., Einfluss von Bewegung und sportlicher Höchstleistung auf die Blutbeschäffenheit des Pferdes, Ibid., Bd. 212, 1926.
[40] Scheunert A. und Krzywanek F., Weitere Untersuchungen über Schwankungen der Blutkörperchenmenge, Ibid., Bd. 213. 1926.
[41] Scheunert A. und Krzywanek F., Uber die Beziehungen der Milz zu den Schwankungen der Menge der roten Blutkörperchen. Ibid., Bd. 215, 1927.
[42] Scheunert A. und Krzywanek F., Die Milz als Blutkörperchenreservoir, Zeitschr. f Züchtung, Reihe B., Bd. 9, Heft 1, 1927.

[43] Schuster M., Biochemisches Kriterium des Arbeitswertes und der konstitutionellen Eigenschaften bei Pferden, Teil II, Ibid., Bd., 18, S. 423, 1930.
[44] Solun A., Biochemisches Kriterium des Arbeitswertes und der konstitutionellen Eigenschaften bei Pferden, Mitteilungen I und III, Ibid., Bd. 18, S. 398, 1930 und Bd. 31, S. 181, 1934.
[45] Yakimoff und Kohl, Zur Frage über die Blutbeschaffenheit des Blutes von Pferden verschiedener Rassen, Monatshefte f. prakt. Thierheilk. 21,1910.

H. F. KUSHNER. THE COMPOSITION OF THE BLOOD OF HORSES, ASSES AND MULES IN CONNECTION WITH THE HETEROSIS OF THE MULES

SUMMARY

In November 1937 an investigation was carried out upon the following blood components: haemoglobin content, number of erythrocytes, their size and blood alkalinity in 200 animals, namely: horses, asses, and mules. The animals studied were kept in one and the same state horsefarm near Tashkent. On the basis of the results obtained the following conclusions can be drawn:

1. The adult males have usualy higher haemoglobin content, larger number of erythrocytes and greater blood alkalinity, than the females. In the young horses and asses we found a reverse picture, namely: the young females had higher values of these blood components, than the young males. The same regularities were established in our earlier studies for young camels and calves. It is to be assumed that in the investigated animals the intensity of the metabolic processes are higher in the young females, than at the same age in the males.

2. In the groups studied the maturation of the animals was accompanied by a certain increase of the size of the erythrocytes. The increase of the age in all animals is accompanied with a decrease of haemoglobin content, number of erythrocytes and the blood alkalinity, except in the group of ass-males.

3. The purebred and highbred trotter and saddle horses have higher values of haemoglobin, number of erythrocytes and blood alkalinity, than the horses of the draft working type.

4. The asses possessed erythrocytes of the largest size. The mules have inherited the small type of erythrocytes from the horse.

5. If we compare the blood components of the adult female animals, we should admit, that in respect to the number of the erythrocytes, the haemoglobin content, the haemoglobin surface of 100 ccm of blood, and the blood alkalinity, the mules occupy the first place, the horses — the second one, and the asses are at the end. Thus the heterosis of the mules in respect to the working ability and resistance is partly conditioned by the higher oxidation capacity of their blood. Considering these blood indicators of the mules, it is easy to explain their higher working potency, since the substances resulting from catabolic processes during the work can be rapidly oxydated by their blood (having powerful oxydation capacity). and thus eliminated further from the organism.

6. The correlation coefficients between blood component indices were calculated in a uniform group of adult mares. The correlation coefficient between haemoglobin content and the number of erythrocytes is 0.90 ± 0.04 and the coefficient between the haemoglobin content and blood alcalinity is 0.79 ± 0.08.

7. Three animals, which were estimated as best for work and for breeding had higher indices of the investigated blood components, than the mean values of the same components of the groups to which they belonged.

8. The results obtained from the kind of work here reported in studying the content of the haemoglobin, red blood cells and alkalinity of the blood in connection with the investigations carried out by other workers in the same line, give us a good additional criteria in evaluation of the animals in carrying out animal breeding work.

Institute of Genetics
Academy of Sciences of USSR

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

Х. Ф. КУШНЕР

ИССЛЕДОВАНИЕ СОСТАВА КРОВИ ЯРОСЛАВСКОГО СКОТА В СВЯЗИ С ЕГО ПРОДУКТИВНОСТЬЮ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

1. Материал и методы работы

Предпринятое нами исследование состава крови ярославского скота ставило своей задачей выяснить особенности в картине крови данной породы, в связи с ее конституциональным типом, а также установить связи между окислительными свойствами крови крупного рогатого скота и его продуктивностью.

Материалом для настоящей работы послужило стадо чистопородного ярославского скота Успенской племенной фермы (Ярославская область). Всего вместе с молодняком было исследовано 270 голов. Анализы крови были произведены в промежутке времени между 1 и 22 июня 1937 г.

Кровь бралась всегда из яремной вены рано утром, после ночной выдержки, до водопоя и выгона животных на пастбище. Исследовались следующие показатели крови: содержание гемоглобина по методу Сали, число эритроцитов в камерах Тома-Цейса, резервная щелочность по методу Неводова, диаметр эритроцитов по сухим неокрашенным мазкам; при этом с каждого мазка окуляр-микрометром измерялось по 100 эритроцитов; толщина эритроцитов (определялась по небольшому количеству животных) по методу „толстой капли".

2. Характеристика стада Успенской фермы

В племхозе „Успенская ферма" селекционно-племенная работа со скотом ярославской породы ведется уже более 50 лет. Поэтому в настоящее время стадо этого хозяйства по своей продуктивности и экстерьеру является одним из лучших по ярославской породе. Ниже приводятся данные о молочной продуктивности за 1935—37 гг. исследованного нами стада Успенской фермы в сравнении с литературными данными об этой породе, заимствованными из сводки П. Ф. Ярославцева [19] (табл. 1).

Таким образом, удои коров, записанных в 3-й том ГПК, составляют лишь около 80% от удоев стада Успенской фермы. Если произвести сравнение с более свежими данными, с удоем коров, записанных в 4-й том ГПК, который по 4 отделу и старше в среднем составляет по 630 головам 3295 кг, то разница в пользу стада Успенской фермы будет равна 360 кг молока на каждую голову.

Не только по молочной продуктивности, но и по живому весу стадо Успенской фермы значительно превосходит другие стада ярославской породы. На табл. 2 вес коров Успенской фермы сравнивается с весом коров социалистического сектора, записанных во все 4 тома ГПК, и с весом коров Ярославской зоотехнической станции.

Приведем, наконец, материалы по динамике развития телят Успенской фермы (табл. 3).

Сравнивая эти данные с многочисленными материалами о росте телят других пород, следует признать практикующиеся в Успенской ферме нормативы воспитания молодняка достаточно обильными и интенсивность роста телят удовлетворительной.

Интересно проследить, как изменился тип телосложения ярославских коров стада Успенской фермы в результате определенной селекционной работы. К сожалению, в хозяйстве не сохранилось записей о промерах коров, с которыми начиналась племенная работа 50 лет тому назад.

Таблица 1

Молочная продуктивность стада Успенской фермы за 1935—37 гг.

Отелы	Успенская ферма		По Давыдову n = 1215		По данным III тома ГПК, n = 2051	
	n	Удой, в кг	Удой, в кг	В %% от удоя стада Успен. фермы	Удой, в кг	В %% от удоя стада Успен. фермы
1	27	2 563.7	1 815.9	70.8	1 986.1	77.5
2	29	2 839.8	2 095.0	73.7	2 337.1	82.3
3	13	3 033.7	2 378.5	78.4	2 801.7	92.3
4	12	3 630.6	2 463.7	67.8	2 836.8	77.8
5	10	3 538.7	2 558.2	73.7	2 911	82.3
6—8	22	3 685.4	2 566.4	69.6	2 864	77.5
9 и выше	7	3 784.3	—	—	2 833	74.7

Таблица 2

Живой вес коров стада Успенской фермы

Отелы	Успенская ферма		I—IV тома ГПК соцсектор		Ярославская зоот. станция	
	n	вес, в кг	n	вес, в кг	n	вес, в кг
1	77	381.7	147	377.3	18	342
2	62	421.0	100	401.1	5	410
3	57	442.0	51	415.1	176	425.2
4	46	453.2	53	402.8	—	—
5	38	459.9	50	419.2	—	—
6	25	487.7	91	429.6	—	—
7	20	490.4	—	—	—	—
8 и выше	28	479.1	—	—	—	—

Таблица 3

Динамика живого веса молодняка Успенской фермы

Пол	Показатель	Живой вес											
		при рожд.	1 мес.	2 мес.	3 мес.	4 мес.	5 мес.	6 мес.	9 мес.	12 мес.	1½ г.	2 г.	2½ г.
Бычки	Число голов .	51	43	40	37	25	22	16	14	8	—	—	—
	Вес, в кг . . .	29.4	43.8	62.7	82.3	107.6	129.4	151.6	208.4	269	—	—	—
Телки	Число голов .	113	53	49	93	31	26	72	66	52	50	33	24
	Вес, в кг . . .	27.1	42.6	59.6	83.6	101.1	122.1	150.7	194.5	242.2	282.6	331	411.5

Поэтому мы сравниваем экстерьер теперешнего стада Успенской фермы с промерами ярославских коров других хозяйств, где труда селекционера было вложено значительно меньше.

На табл. 4 приведены промеры взрослых коров (6 лет и старше) Успенской фермы, и для сравнения — промеры ярославских коров других хозяйств и районов (из сводки П. Ф. Ярославцева).

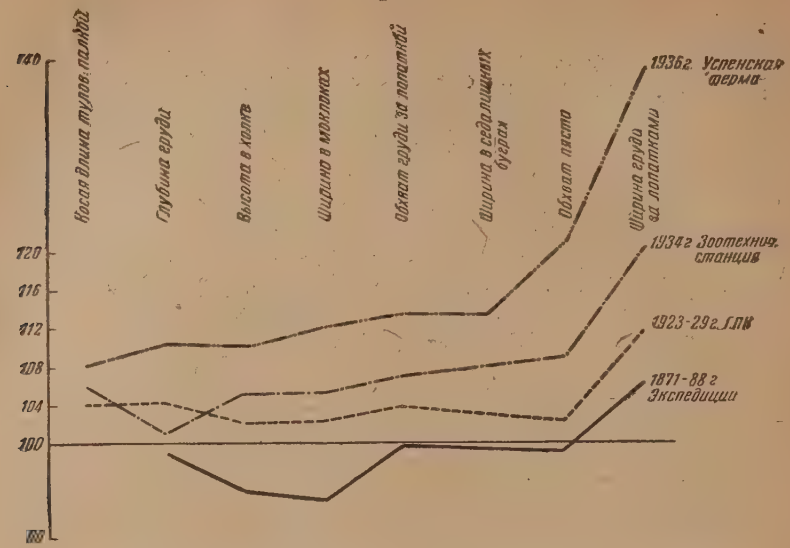
Таблица 4

Промеры коров ярославской породы

	Успенская ферма (1936—1937 гг.)	Ярославская зоотехнич. станция (1934 г.)	ГПК яросл. скота (1923—29 гг.)	Экспедиция 1871 и 1888 гг.	Ермаковский район (1921 г.)
Количество голов	31	189	несколько тысяч	23	328
Косая длина тулов. палкой.	154.3 ± 1.17	151.29	148.478	—	143
Косая длина тулов. лентой	168.8 ± 1.28	160.63	158.732	—	—
Глубина груди	69.3 ± 0.45	63.719	65.477	62.45	63
Высота в холке	129.8 ± 0.68	124.09	120.334	112.88	118
Высота в крестце	132.3 ± 0.78	126.899	123.094	113.2	121
Высота в спине	129.7 ± 0.74	122.408	—	—	118
Ширина в маклоках . . .	51.45 ± 0.56	48.27	46.973	43.3	46
Обхват груди за лопатками	185.5 ± 1.01	174.895	169.9	163.58	164
Ширина в сед. буграх . .	30.22 ± 0.41	—	—	—	27
Ширина в тазобедренном сочленении	44.5 ± 0.41	39.85	—	—	40
Обхват пясти	19.5 ± 0.19	17.611	16.57	15.04	16.2
Ширина груди за лопатками	41.3 ± 0.48	35.839	33.3	31.41	30

Даже беглый просмотр таблицы позволяет заключить о значительно более крупных размерах коров Успенской фермы. Однако наиболее интересным является вопрос о том, за счет каких именно статей шло улучшение экстерьера ярославки в первую очередь. Для наглядного представления на фиг. 1 промеры коров Ермаковского района приняты за 100 (горизонтальная линия) и приведены относительно к ним показатели коров Успенской фермы и других хозяйств. Нетрудно убедиться, что преимущество коров Успенской фермы по разным статям экстерьера неодинаково. Более всего селекционно-племенная работа с ярославкой сказалась в увеличении ширины груди, обхвата пясти, далее по степени улучшения экстерьера идут: ширина в седалищных буграх, обхват груди за лопатками и ширина в маклоках и менее всего оказались сдвинутыми высота в холке, глубина груди и косая длина туловища. Существо происшедших изменений в типе телосложения ярославского скота легко уловить с помощью распространенного в зоотехнических исследованиях индекса эйризомии, представляющего собой отношение в %% обхвата груди за лопатками к косой длине туловища палкой. Если, например, по массовым данным 4-х томов ГПК ярославского скота, в которых зарегистрированы тысячи голов, индекс эйризомии равен 114.5, то по стаду Успенской фермы он составляет уже 120. Это надо признать весьма существенным сдвигом в конституциональных особенностях породы в сторону приобретения черт более крепкой конституции (фиг. 2, 3, 4).

Нетрудно показать, что продемонстрированные здесь на примере ярославского скота закономерности совершенствования породы в направлении от лептозомии к эйризомности являются более общими и для других пород крупного рогатого скота. Однако дальнейший анализ законо-



Фиг. 1. Профили промеров коров ярославской породы

Фиг. 2. Корова № 74, 10 лет, живой вес 500 кг, удой за 7-ю лактацию 4541 кг

мерностей изменения морфологических особенностей конституции крупного рогатого скота в процессе племенного совершенствования слишком отвлек бы нас от основной темы. Переходя сейчас к рассмотрению результатов исследования крови стада Успенской фермы, мы несколько ниже вернемся еще раз к вопросу о конституциональных типах крупного рогатого скота, но уже с точки зрения их связи с составом крови.

3. Возрастная изменчивость и половой диморфизм по показателям крови

Половой диморфизм по показателям крови животных большинством авторов изучался лишь на взрослых, закончивших рост животных; при

этом почти по всем видам сельскохозяйственных животных установлено, что самцы-производители имеют значительно большее содержание гемоглобина и число эритроцитов, чем самки [Storch [52], Sustschowa[54], Turowski[55], Welsch [57], Kleeberg [34], Müller [40], Götze [30], Vollmer [56] и друг.]. С другой стороны, в вопросе о возрастной изменчивости показателей крови животных исследователи сконцентрировали свое внимание лишь на выявлении общих закономерностей этой изменчивости, игнорируя при этом особенности

Фиг. 3. Корова № 128, 5 лет, живой вес 450 кг, удой за 2-ю лактацию 3535 кг

Фиг. 4. Корова № 20, 9 лет, живой вес 480 кг, удой за 6-ю лактацию 4219 кг

каждого пола. Такого рода общими закономерностями возрастной изменчивости показателей крови крупного рогатого скота являются наличие у телят большего числа эритроцитов и меньшего содержания гемоглобина по сравнению с взрослыми коровами [Storch [52], Turowski [55], Subbotin [58], Scheuermann [48], Richter [46], Sustschowa [54], Соколов, Зоркин [9], Голенко [5],

Таблица 5

Показатели крови коров, быков и молодняка Успенской фермы

№№ п/п.	Возрастные группы	n	телки и коровы: содержание гемоглоб., по Сали	телки и коровы: число эритроцит., в млн.	телки и коровы: резервн. щелочн., в мг %	телки и коровы: диаметр эритроц., в микронах	n	бычки и быки-производители: содержание гемоглоб., по Сали	бычки и быки-производители: число эритроц., в млн.	бычки и быки-производители: резервн. щелочн., в мг %	бычки и быки-производители: диаметр эритроц., в микронах
1	До 15-дневн. возр.	2	52.9	7.96	450	5.71	5	50.46	7.05	452	5.41
2	1—2 мес.	12	45.18 ± 2.09	7.87 ± 0.36	454 ± 14.8	5.1 ± 0.085	9	44.45 ± 1.35	8.07 ± 0.476	444.6 ± 32	5.1 ± 0.107
3	3 мес.	11	54.4 ± 0.409	8.956 ± 0.226	550 ± 28	5.05 ± 0.069	11	51.61 ± 1.28	7.91 ± 0.418	518 ± 17	5.02 ± 0.069
4	4 мес.	5	53.94	8.544	430	4.78	4	55.57 ± 0.665	8.01 ± 0.812	580	5.15
5	5 мес.	3	55.16	9.55	440	4.96	4	56	9.04	560	5.25
6	6 мес.	3	56.2	8.103	532	4.8	5	58.52	8.28	544	5.21
7	9 мес.	8	56.58 ± 1.61	7.54 ± 0.24	500 ± 13.4	5.18 ± 0.058	2	58.15	8.20	520	5.04
8	12 мес.	5	52.56	7.054	516	5.23	11	56.79 ± 1.21	7.46 ± 0.51	538 ± 8	5.19 ± 0.081
9	15 мес.	6	56.9	7.32	552	5.38	8	56.15 ± 1.51	7.91 ± 0.409	565 ± 12.8	5.23 ± 0.097
10	18 мес.	6	54.9	7.3	520	5.4	—	—	—	—	—
11	2-х лет (телки)	20	55.85 ± 0.876	6.72 ± 0.286	561 ± 5.5	5.4 ± 0.055	—	—	—	—	—
12	3-х лет (нетели)	8	57.06 ± 0.82	6.45 ± 0.25	542.4 ± 11	5.56 ± 0.056	—	—	—	—	—
13	3—5 лет коровы здор.	48	54.93 ± 0.63	6.35 ± 0.103	549.6 ± 11.2	5.71 ± 0.047	—	—	—	—	—
14	3—5 лет коровы тубер.	8	59.68 ± 0.96	6.107 ± 0.108	510 ± 21.6	5.63 ± 0.089	—	—	—	—	—
	6 лет и старше:						Взрослые быки-производители				
15	Здоровые	23	53.7 ± 0.83	5.57 ± 0.12	554 ± 15.2	5.82 ± 0.043	4	77.5	7.425	590	5.92
16	туберкулезн.	38	56.13 ± 0.77	5.75 ± 0.116	503.2 ± 7.5	5.86 ± 0.067	—	—	—	—	—

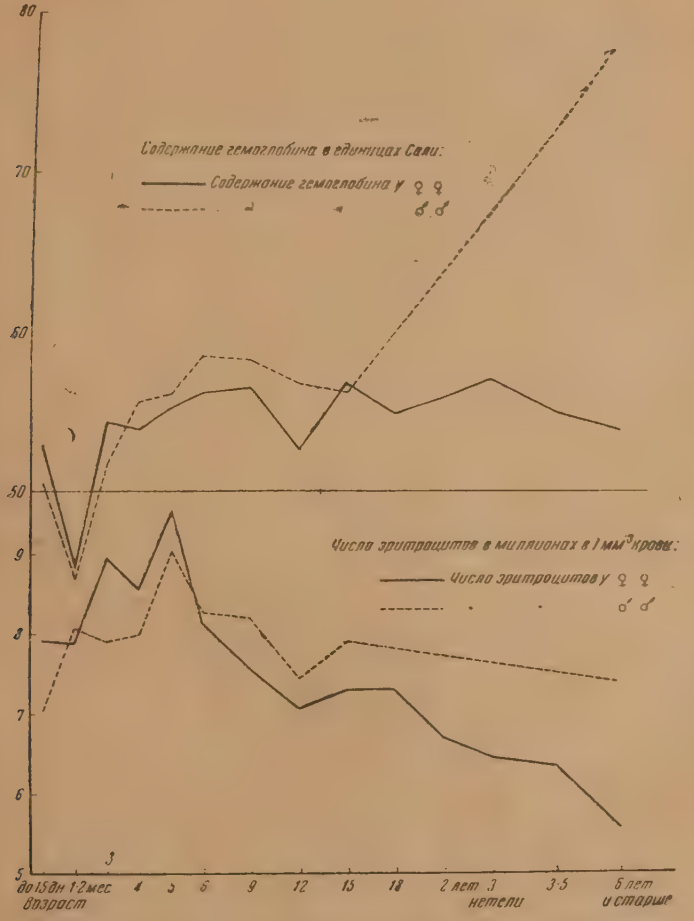
Кожарин и Самохвалова[11], Никитин В. и др.[17]], а также увеличение с возрастом величины эритроцитов [Richter[46], Иванова[10], Голенко[5], Кожарин и Самохвалова[11]].

Характер собранного нами материала позволяет разобрать этот вопрос несколько подробнее и, в частности, выяснить изменения полового диморфизма по показателям крови на разных возрастных стадиях.

Результаты наших анализов крови сведены в табл. 5.

На основании данных этой таблицы на фиг. 5 представлена возрастная динамика по содержанию гемоглобина и числу эритроцитов. Эти данные позволяют внести весьма интересные детали в распространенное представление о возрастной изменчивости показателей крови крупного рогатого скота и половом диморфизме по ним. Оказывается, что, в отличие от взрослых животных и молодняка старшего возраста, молодые телочки в возрасте до 4—5 месяцев имеют более высокие показатели по содержанию гемоглобина и числу эритроцитов, чем бычки того же возраста. Мы это положение о более высоких показателях крови молодняка женского пола констатировали ранее и по материалам анализов крови стада крупного рогатого скота Сальской зоостанции (1936 г.), лошадей, ослов и мулов на Ташкентском конзаводе и верблюдов на верблюдзаводе № 125 (1937 г.). Это позволяет нам сделать заключение, что у этих видов животных

повышенные показатели крови молодняка женского пола представляют собой, повидимому, одну сторону более общей биологической закономерности данного возраста. Этой закономерностью, можно предполагать, является более интенсивный обмен веществ у молодняка женского пола. Поскольку интенсивность обмена веществ находится в определенной связи с энергией роста [Nylin[42]], то с этой точки зрения ста-



Фиг. 5. Возрастная изменчивость показателей крови ярославского скота

новятся более понятными, например, причины бо́льшей энергии роста телочек по сравнению с бычками. Фактическая сторона этого явления подробно разобрана в работе Дзюбанова В. М. и Клочко И. М.[7] на материалах роста симментальских телят. Оно может быть также подтверждено анализом роста исследованных нами телят ярославской породы Успенской фермы. Выше мы приводили данные о динамике роста живого веса этих телят. Если произвести вычисление, во сколько раз увеличился вес телят в 3.6 и 12-ти месячном возрастах по отношению к весу при

рождении, принятому за 100, то картина различий и энергии роста между бычками и телочками окажется следующей (табл. 6).

Таблица 6

Различия в энергии роста бычков и телочек

Пол телят	Живой вес, в %%			
	при рождении	в 3 мес.	в 6 мес.	в 12 мес.
Бычки	100	280	515	915
Телки	100	308	555	893

Как видим, в первые 6 месяцев увеличение массы тела идет более энергично у телочек и только в период полового созревания, в возрасте около одного года, показатель энергии роста бычков обгоняет соответствующий показатель телочек.

Другой интересной деталью наших материалов являются показатели крови новорожденных и молодых телят до 15-дневного возраста. Их показатели содержания гемоглобина и величины эритроцитов оказываются значительно бо́льшими, чем у телят в возрасте 1—2 месяцев. Если при этом иметь в виду, что общей тенденцией возрастной изменчивости этих показателей является увеличение их с возрастом, то упомянутую особенность резко повышенных показателей гемоглобина и величины эритроцитов у новорожденных и молодых телят до 15-дневного возраста следует рассматривать, как следы эмбрионального влияния. В медицине эмбриональное влияние на показатели крови новорожденных детей в первый месяц их жизни доказано теперь не только необычайно высоким у них количеством гемоглобина (сводка Григоровой[6]), но тождеством структуры этого гемоглобина со структурой настоящего эмбрионального гемоглобина (Jonxis[33]). Точно так же и более крупный диаметр эритроцитов группы новорожденных телят, в сравнении с более старшими, является отражением особенностей эмбрионального развития, когда, как известно (сводка Krumbhaar[36]), кроветворные органы всех изученных млекопитающих производят более крупные эритроциты. Замена у телят месячного возраста и старше эмбриональных эритроцитов новыми связана с появлением уже значительно более мелких эритроцитов; в дальнейшем, начиная с 3—4-месячного возраста, величина эритроцитов закономерно увеличивается. Нам думается, что все эти характерные особенности показателей крови новорожденных телят есть следствие приспособления энергично растущего эмбриона к условиям кислородного голодания в утробе матери, и поэтому в первый же месяц постэмбриональной жизни телят эти показатели крови претерпевают значительные изменения.

В дальнейшем возрастные изменения в показателях крови заключаются в следующем: содержание гемоглобина у телят обоих полов увеличивается до 6-месячного возраста, затем несколько падает в период наступления половой зрелости (12-месячный возраст у телочек и 15-месячный у бычков). Далее половой диморфизм сказывается гораздо сильнее. Показатели гемоглобина взрослых коров значительно ниже показателей 6-ти и 15-месячных телок, тогда как содержание гемоглобина в крови взрослых быков составляет в среднем 77 единиц Сали против высшего показателя в телячьем возрасте (в 6 месяцев) — 58.5.

Кривая возрастной изменчивости числа эритроцитов и по бычкам и по телочкам имеет свою вершину в 5-месячном возрасте. Падение в последующем идет по-разному: у коров число эритроцитов в 1 мм^3

снижается до 5.57 млн. против 9.55 млн. у пятимесячных телочек, тогда как у быков — до 7.42 млн. против 9.04 — у пятимесячных бычков.

По резервной щелочности крови самые низкие показатели имеют — новорожденные телята и телята в возрасте 1 — 2 месяцев; начиная с 3—4 месяцев до взрослого состояния, изменения незначительны, при этом показатели самцов остаются все время выше самок. О возрастной изменчивости величины эритроцитов мы говорили выше.

4. Влияние беременности

На вопрос о степени и направлении влияния беременности животных на картину их красной крови у разных авторов мы находим довольно противоречивые ответы. Так, например, в отношении крупного рогатого скота Schenkenbach [47], Turowski [55] вообще не могли обнаружить какого-либо влияния беременности коров на изменение числа эритроцитов; Schultz [50], Storch [52] установили уменьшение во время беременности числа эритроцитов, Richter [46] считает, что такому уменьшению числа эритроцитов соответствует и снижение содержания гемоглобина; наконец, по данным Prohaska [45], во время беременности число эритроцитов у коров увеличивается. При нашем исследовании в 1936 г. состава крови стада Сальской зоостанции по 89 коровам калмыцкой породы и 27 шортгорнским было установлено довольно значительное увеличение в последний период беременности содержания гемоглобина, при менее закономерных изменениях в числе эритроцитов (по шортгорнским коровам у высокостельных имело место некоторое увеличение, по калмыцким коровам — незначительное снижение числа эритроцитов).

Материалы настоящего исследования позволяют осветить этот вопрос несколько полнее. На табл. 7 произведена разбивка коров на 2 группы в зависимости от степени стельности. В первую группу вошли коровы, продолжительность беременности которых ко времени исследования не превышала 3 месяцев, и во вторую группу — коровы 5-го и выше месяцев стельности.

Таблица 7

Влияние беременности на состав крови

Группы коров и возраст	Беременность до 3 мес.					Беременность 5 мес. и старше				
	n	гемоглоб. по Сали	число эритроц., в млн.	резерв. щелочн., в мг %	диаметр эритроц., в микронах	n	гемоглоб. по Сали	число эритроц., в млн	резерв. щелочн., в мг %	диаметр эритроц., в микронах
Здоровые:										
рожд. 1921—31 г. . . .	18	53.4	5.52	554	5.82	5	54.7	5.72	550	5.84
„ 1932—35 г. . . .	38	54.28	6.30	540	5.69	10	57.59	6.51	580	5.84
Туберкулезные:										
рожд. 1921—31 г. . . .	28	55.31	5.63	500	5.86	8	58.02	6.11	494	5.78

Табл. 7 позволяет заключить, что коровам более глубокой стельности присуще более высокое содержание гемоглобина в крови и несколько повышенное число эритроцитов. Нам думается, что повышение содержания гемоглобина в крови высокостельных коров, несомненно, связано с общим усилением у них процессов обмена веществ.

В основе этой интенсификации процессов обмена веществ у беременных животных лежит значительно возросшая потребность организма в кислороде, в связи с энергично идущим процессом размножения клеток плода. Специальному изучению вопроса о влиянии беременности животных на интенсивность обмена веществ посвящены работы Christ [25], Spiga-Clerici [51], Кудрявцева и Кудряшева [16]. Авторы приходят к сходным выво

об определенном повышении во время беременности интенсивности обмена веществ. Аналогичные указания мы находим и в сводке Schmaltz[49], который при этом указывает, что возросшая потребность организма беременной крольчихи в снабжении кровью плода сопровождается усилением гемоглобинообразования.

Что касается влияния беременности на величину эритроцитов и резервную щелочность крови, то наши данные не позволяют говорить о каких-либо четких закономерностях в этом влиянии. Из литературных данных можно указать на работу Obuch[43], который на свиньях нашел падение во время супоросности резервной щелочности крови, и на работу Leuchtenberger[37], который установил обратное, а именно, что с нарастанием стадий стельности коров этот показатель крови увеличивается.

Hinterlang[32] на основании анализов крови беременных женщин заключил, что от начала беременности до родов имеет место закономерное падение резервной щелочности крови.

5. Влияние туберкулеза на показатели крови коров

Среди исследованных нами коров была группа животных, выделенная хозяйством при туберкулинизациях, как туберкулезная. Следует отметить, что каких-либо явно выраженных клинических признаков туберкулеза эти животные не имели и что условия их содержания и кормления ничем не отличались от соответствующих условий для здорового стада.

При сравнении показателей экстерьера, промеров, живого веса и молочности коров, выделенных по туберкулину как туберкулезных, и здоровых никакой разницы между ними установить не удалось. Поэтому приводимые ранее показатели продуктивности и экстерьера коров составлены по животным обеих групп.

Однако, поскольку такая разбивка животных в хозяйстве существует, было интересно выяснить, какие имеются различия между этими группами и по составу крови. Эти различия представлены в табл. 8.

Таблица 8

Различие в составе крови здоровых и туберкулезных коров

Возрастные группы	Здоровые				
	n	содержание гемоглоб.	число эритроц.	резерв. щелочн.	диаметр эритроц.
Коровы 1921—31 гг. рожд. .	23	53.7 ± 0.83	5.57 ± 0.12	554 ± 15.2	5.82 ± 0.043
Коровы 1932—35 гг. рожд. .	44	54.93 ± 0.63	6.35 ± 0.10	549 ± 11.2	5.71 ± 0 047

Возрастные группы	Туберкулезные				
	n	содержание гемоглоб.	число эритроц.	резерв. щелоч.	диаметр эритроц.
Коровы 1921—31 гг. рожд. .	38	56.13 ± 0.77	5.75 ± 0.11	503 ± 7.5	5.86 ± 0.067
Коровы 1932—35 гг. рожд. .	8	59.68 ± 0.96	6.10 ± 0.10	510 ± 20	5.63 ± 0.089

В обеих возрастных группах туберкулезные коровы отличаются более высоким содержанием гемоглобина (разница по первой группе 2.43 ± 1.13 и по второй — 4.75 ± 1.15) и пониженным показателем резервной щелочности крови (разницы соответственно равны 51 ± 16.7 и 39 ± 29.9). Хотя статистически эти различия и не всегда достоверны, однако они довольно значительны, чтобы придать им определенное значение. Мы полагаем, что увеличение содержания гемоглобина у туберкулезных коров есть реакция со стороны организма компенсаторного порядка, при которой в ответ на

ослабление при туберкулезе дыхательной функции легких увеличивается кислородная емкость крови. Доказательству способности организма в ответ на экспериментальное выключение функций одного легкого реагировать увеличением кислородной емкости крови посвящена одна из работ Bürcker и его сотрудников [22]. Ими наглядно показано, что выключение одного легкого у собак и кроликов вызывало увеличение числа эритроцитов на 21—28% и содержания гемоглобина на 7.2—21.2%.

Принципиально реакцией того же порядка являются общеизвестные факты повышения содержания гемоглобина и числа эритроцитов в условиях пониженного процента кислорода в горных местностях или в специально поставленных экспериментах с дыханием воздухом, искусственно обедненным кислородом [Abderhalden [20], Duerst [27], Barcroft, Bürcker [24], Gregg и др. [31]].

Что касается снижения у туберкулезных коров резервной щелочности крови, компонента, играющего важнейшую роль в сохранении в организме кислотно-щелочного равновесия, то оно, повидимому, говорит о меньшей способности туберкулезных коров к нейтрализации кислотных продуктов обмена веществ и, следовательно, о большей их склонности к ацидозу.

Какого-либо закономерного влияния туберкулеза на величину эритроцитов в наших материалах установить не удалось. К таким же выводам об отсутствии изменений в величине эритроцитов при туберкулезе пришел Н. Г. Вишневский [4] при исследовании крови 100 больных туберкулезом людей. Кстати отметим, что наши данные не подтверждают вывода О. А. Ивановой [10] о меньшей подверженности заболеванию туберкулезом коров со средней величиной эритроцитов.

6. Связь показателей крови с продуктивностью

Для выяснения вопроса о связи показателей крови с продуктивностью нами произведена разбивка коров по их принадлежности к бонитировочным классам и вычислены соответствующие показатели крови.

При этом следует отметить, что определение класса животного производилось не нами, а специалистами хозяйства, согласно инструкции Наркомзема СССР. Во избежание чрезмерного дробления групп, в табл. 9 разбивка животных произведена на 2 группы. В первую группу вошли коровы класса рекордисток по весу и во вторую — все остальные.

Таблица 9

Различия в составе крови у коров различных бонитировочных классов

Группы животных и их бонитировочные классы	n	Живой вес, в кг	Удой за 300 дней	Индекс эйризоми	Число эритроц., в млн.	Содержание гемогл. по Сали	Резерв. щелоч., в мг %	Диаметр эритроц., в микронах
Коровы здоровые 6 лет и старше:								
рекордистки по весу	14	476	3 642	121	5.64	54.5	564.4	5.85
все остальные	7	402.7	2 980	119	5.32	51.6	520	5.80
Коровы туберкулезные 6 и 7 лет:								
рекордистки по весу	14	473	3 470	121	6.06	57.8	512	5.81
все остальные	5	398.6	3 206	116	5.42	55.8	536	5.90

Как видим, коровы более высокого бонитировочного класса, отличающиеся более высокой молочной продуктивностью, бо́льшим живым весом и более эйризомным типом телосложения, имеют одновременно и более

высокие показатели по числу эритроцитов и содержанию гемоглобина в крови. Нам думается, что такого рода связь показателей продуктивности с составом крови есть отражение более общих закономерностей, выражающихся в том, что более продуктивным животным свойственен вообще более интенсивный обмен веществ. Поскольку избранные нами показатели окислительных свойств крови находятся в тесной связи с интенсивностью обмена веществ, то, естественно, что у более высокопродуктивных животных они оказались повышенными.

В ряде предыдущих работ по овцам, крупному рогатому скоту и верблюдам мы уже показали, что в пределах однородной группы животные плюс-варианты по содержанию гемоглобина являются в среднем более крупными по сравнению с минус-вариантами.

В подавляющем большинстве групп эту закономерность удается подтвердить и на материалах настоящего исследования (табл. 10).

Таблица 10

Показатели крови и продуктивность крупного рогатого скота

Группы животных	n	Плюс-варианты по содержанию гемоглобина		Минус-варианты по содержанию гемоглобина	
		живой вес, в кг	удой за 300 дней, в кг	живой вес, в кг	удой за 300 дней, в кг
Туберкулезные коровы 6—7 лет, класс рекордисток	14	482.5	3 450	459	3 480
Туберкулез. коровы 8 лет и старше	18	465	3 700	464	3 900
Здоровые коровы 6 лет и старше	21	456.5	3 410	448	3 478
Коровы здоровые 3 лет	18	412	—	401	—
„ „ 5 лет	15	457.2	—	424	—
Телки 1936 г. рожд., возр. 9 мес.	19	195	—	188	—
Бычки 1936 г. рожд., возр. 12 мес.	22	265	—	248	—

За исключением одной группы взрослых туберкулезных коров, во всех остальных 6 приведенных группах животных плюс-варианты по гемоглобину действительно имеют бóльший живой вес. Что касается молочной продуктивности, то наши материалы не позволяют говорить о какой-либо связи ее с содержанием гемоглобина в крови. Кстати отметим, что в отношении связи показателей красной крови с молочной продуктивностью литературные указания противоречивы. На существование подобного

Таблица 11

Различия в показателях крови и росте телят от разных быков

Группы животных	Потомство „Добряка" 47							Потомство „Чижика" 46						
	n	содержание гемоглоб.	число эритроц.	живой вес при рожд.	живой вес в 3 м.	живой вес в 6 м.	живой вес в 9 м.	n	содержание гемоглоб.	число эритроц.	живой вес при рожд.	живой вес в 3 м.	живой вес в 6 м.	живой вес в 9 м.
1937 г. рожд.														
Телочки	6	54.68	9.28	30.8	76	—	—	12	48.56	8.5	29.2	74	—	—
Бычки	12	53.5	8.58	32.3	85	—	—	7	48.35	7.99	29.6	75.8	—	—
1936 г. рожд.														
Телочки	10	56.6	7.56	—	—	145	192.5	11	54.7	7.27	—	—	139.3	187
Бычки	16	57	8.25	—	—	—	—	3	56	6.76	—	—	—	—

рода связей указывают Storch[52], Richter[46], Васильев[3], в то время как Andreesen[21], Mc Day[39] и Kronacher[35], наоборот, никаких закономерностей в этом отношении установить не смогли.

Собранный нами материал по стаду Успенской фермы позволил, далее, сделать интересное сопоставление показателей крови и динамики роста потомства от разных производителей. Основными производителями в хозяйстве являются бык „Добряк" 47, 1930 г. рождения, и бык „Чижик" 46, 1929 г. рождения. Первый имел содержание гемоглобина 83.3 по Сали и второй — 66.6. Характеристика их потомства 1937 и 1936 гг. рождения представлена в табл. 11.

Мы вправе таким образом заключить, что во всех случаях потомство „Добряка" имеет лучшие показатели роста, чем потомство „Чижика", и что этому преимуществу определенным образом соответствуют повышенные показатели крови телят от „Добряка". Вспомним, что и сам „Добряк" имел значительно большее содержание гемоглобина, чем „Чижик". Такого рода данные, в случае подтверждения их на более многочисленном материале, позволят говорить об определенном интересе гематологических исследований и для селекционной практики.

Следует указать, что в поисках литературы по интересующему нас здесь вопросу о связи живого веса с показателями крови, мы нашли несколько работ из области медицины и физиологии животных, подтверждающих установленное нами на крупном рогатом скоте и ранее на овцах и верблюдах положение о существовании такой связи. Так, Wintrobe[59], в результате исследования состава крови 100 мужчин и 50 женщин в возрасте 19—30 лет, установил следующие коэфициенты корреляции элементов крови с весом (табл. 12). Как видим, корреляция, хотя и не очень значительная, но везде она положительна и математически достоверна.

Таблица 12

Связь показателей крови и живого веса (по Wintrobe)

Корреляция между	по мужчинам	по женщинам
весом и числом эритроцитов	0.237 ± 0.06	0.246 ± 0.089
весом и содержанием гемоглобина .	0.304 ± 0.06	0.314 ± 0.08

Lozoya[38], определяя общее количество крови методом инъекции краски трипанрот у 53 слушателей Военной академии города Мексико, нашел, что с увеличением веса увеличивается и относительное (к весу) количество крови.

Powers, Bowie и Howard[44] на 25 здоровых кобелях нашли следующие различия в составе крови в связи с их весом (табл. 13).

Таблица 13

Различия в составе крови собак в связи с их весом (по Powers и др.)

Группы собак по весу	n	Средний живой вес	Гемоглобин по Сали	Число эритроцитов
5—10 кг	4	8.85	81	5.7
10—15 „	11	13.1	92.7	7.08
16—25 „	10	18.38	98.4	7.37

Следовательно, увеличению веса собак совершенно закономерно соответствует и увеличение оснащения их крови.

Аналогичные результаты по 50 собакам, на которых помимо того изучалось и количество крови, установили Gibson, Keeley и Pijoan[23], при

этом бо́льшему весу собак соответствовало и бо́льшее относительное (к весу) количество крови, более высокое содержание гемоглобина и бо́льший показатель гематокрита.

7. Состав крови ярославского скота в сравнении с другими породами

Перейдем далее к сравнению показателей крови коров ярославской породы с соответствующими данными по другим породам, полученными нами при исследовании в 1936 г. состава крови стада Сальской зоостанции и горских коров в Дагестане. Ниже приведены породные различия по совокупному показателю окислительной способности 100 см³ крови L_{100}, который представляет собой производное от числа эритроцитов, содержания гемоглобина и величины эритроцитов, вычисляемое по формулам Гетце (табл. 14).

Таблица 14

Породные различия по экстерьеру и функциональной возможности крови

Породы	Хозяйства	Живой вес взрослых коров	Индекс эйризомии	L_{100}
Горская	Колхозы Дагестана	154—187	115.0	153
Ярославская	Успенская ферма	470	120.0	163.6
Калмыцкая	Сальская зоостанция	427	119.4	177
Шортгорнская	» »	512	124.5	185
Герефордская	» »	568.7	126.2	191

Таблица показывает, что по мере нарастания степени эйризомии определенным образом увеличивается и показатель оснащения крови — L_{100}. Герефордская порода — самая эйризомная из всех пород крупного рогатого скота — стоит в нашей таблице на первом месте по показателю L_{100}, а на последнем месте стоят коровы горской породы, индекс эйризомии которых равен лишь 115. Поскольку высокий показатель эйризомии есть признак более крепкой конституции и, с другой стороны, совершенствование пород идет обычно в направлении увеличения этого показателя, мы склоняемся к выводу, что более высокие показатели окислительной способности крови крупного рогатого скота данной породы являются также признаками бо́льшего конституционального совершенства этой породы.

Выше мы видели, что и в пределах стада чистопородного ярославского скота Успенской фермы животные более высоких бонитировочных классов, одновременно имевшие и более высокий индекс эйризомии, отличались и более высокими показателями крови.

Однако для окончательного суждения о межпородных различиях в окислительной способности крови знания их по компонентам единицы объема крови еще недостаточно. Необходимо кроме того знать и общее количество крови в организме. Такая работа недавно проведена К. А. Акопяном [1] на стаде Тимирязевской сельскохозяйственной академии методом инъекции краски конго-рот. При этом было установлено, что шортгорнские и герефордские коровы племенных кондиций имеют общее количество крови, равное 8% от живого веса, коровы ярославской породы 8.3%, метис-швицы — 7.6%, метис-симменталы 7.3% и т. п. Эти данные позволяют нам утверждать, что установленные в нашей работе межпородные различия по окислительной способности единицы объема крови не могут быть сколько-нибудь существенно смещены при перерасчетах на общее количество крови в организме.

Весьма характерно, что данные из области медицины подтверждают установленное нами на крупном рогатом скоте положение о бо́льшем оснащении крови эйризомов. Так, М. В. Черноруцкий [18] приводит следующие данные о различиях в показателях крови у взрослых людей:

Таблица 15

Различие в составе крови людей разных конституциональных типов (по Черноруцкому)

Показатели крови	Гиперстеники (эйризомы)	Астеники (лептозомы)
Гемоглобин в %	99	80
Число эритроцитов, в млн. . . .	4,9	4,5

Сходные результаты установили Н. Н. Бобров и Е. Д. Бренер [2] по материалам массового исследования состава крови подростков: содержание гемоглобина у эйризомов было 79.5% и у лептозомов — 76.87%.

Весьма характерные отличия людей эйризомного типа сложения от лептозомов по липоидам сыворотки крови установили Gildea, Kahn a. Man [29].

Обобщая все эти данные, а также и наши собственные, мы склоняемся к выводу, что они отражают собой лишь некоторую о б щ у ю тенденцию взаимосвязи конституционального типа и веса животных с оснащением крови, тенденцию, которая может быть вскрыта лишь на группе животных достаточной численности. Что же касается отдельных индивидов, то здесь могут быть и имеют место известные отклонения от этой общей закономерности, разобраться в природе которых можно лишь с помощью более сложных и комплексных методов исследования.

8. Выводы

1. Стадо ярославского скота Успенской фермы, с которым ведется 50-летняя племенная работа, отличается высшей молочной продуктивностью, бóльшим живым весом и более эйризомным типом конституции по сравнению с другими стадами ярославской породы.

2. Новорожденные телята, в отличие от телят 1 и 2-месячного возраста в своей крови имеют следы эмбриональных условий существования, выражающиеся в повышенном содержании гемоглобина и более крупной величине их эритроцитов. Высказано предположение, что подобная картина крови есть реакция приспособительного характера на условия кислородного голодания быстро растущего эмбриона.

3. Половой диморфизм по содержанию гемоглобина, числу эритроцитов и резервной щелочности у взрослых животных всегда выражен в пользу быков, тогда как у молодняка молочного периода показатели телочек выше, чем у бычков. Показано, что эта особенность в картине крови телочек связана с их бóльшей в это время энергией роста.

4. Коровы 5-месячной и выше стельности имели более высокие показатели по гемоглобину и числу эритроцитов по сравнению с коровами стельными не более 3 месяцев.

5. Коровы, выделенные хозяйством, как туберкулезные (по данным туберкулинизации) имели более высокое содержание гемоглобина и число эритроцитов и пониженный показатель резервной щелочности по сравнению со здоровыми. Повышение у туберкулезных показателей гемоглобина и числа эритроцитов является, повидимому, реакцией компенсаторного порядка в ответ на ослабление функций легких.

6. Коровы высшего бонитировочного класса (рекордистки), которые отличались от всех остальных коров более высокой молочной продуктивностью, высшим живым весом и индексом эйризомии, имели и более высокие показатели крови по содержанию гемоглобина, числу эритроцитов, что, повидимому, находится в связи с более интенсивным у них процессом обмена веществ.

7. Животные из однородных по возрасту и здоровью групп, имевшие содержание гемоглобина выше среднего показателя по группе (названные

в таблице плюс-вариантами по гемоглобину), в среднем отличались от минус-вариантов бо́льшим живым весом; по молочности разницы между коровами с различным содержанием гемоглобина не обнаружено.

8. При сравнении между собой потомства 1936 и 1937 гг. рождения двух основных быков-производителей установлено, что молодняк от быка „Добряк" 47, отличающийся лучшими показателями роста, имел и более высокие показатели по содержанию гемоглобина и числу эритроцитов.

9. При сравнении показателей крови ярославского скота с соответствующими данными, полученными нами ранее по герефордской, шортгорнской, калмыцкой и горской породам, установлено, что породы крупного рогатого скота эйризомного типа конституции отличаются более высокими показателями крови и что, по мере падения у данных пород индекса эйризомии, снижается и показатель окислительной способности крови.

10. Данные гематологических исследований, несомненно, облегчают оценку конституции животных, которая обычно проводится лишь по морфологическим признакам; дальнейшее расширение работ в этой области безусловно поможет нашей селекционной практике.

Институт генетики
Академии Наук СССР

Поступило
15/IX—1938 г.

ЛИТЕРАТУРА

1 Акопян К. А., Способность дойных коров разных конституциональных типов к дыхательно-окислительным процессам по исследованию крови, Диссертация, Тимирязевская с.-х. академия, 1936 г.
2 Бобров Н. Н. и Бренер Е. Д., Колебание гемоглобина у подростков в связи с полом, возрастом, конституцией и другими факторами, Клин. медицина, т. 6, № 21 (96), 1928 г.
3 Васильев С. И., Связь крови с молочной производительностью коров, Рукопись, 1936 г.
4 Вишневский Н. Г., Диаметр эритроцитов у больных туберкулезом, Советская клиника, т. 15, 1931 г.
5 Голенко Г., Исследование некоторых элементов крови при гибридизиции крупного рогатого скота, Тезисы диссертации, аспирантура ВАСХНИЛ, 1936 г.
6 Григорова О. П., Возрастные особенности кроветворения у детей, Сборник „Анатомо-физиологические особенности детского возраста", Биомедгиз, 1935 г.
7 Дзюбанов В. М., и Клочко И. М., Закономерности роста и развития молодняка симментализированного скота (на Украине), Успехи зоотехнических наук, т. V, в. II, 1938 г.
8 Ельманов Н. В., К изучению картины нормальной крови крупного рогатого скота, Практическая ветеринария, 4, 1931.
9 Зоркин Ф. П., Изменчивость крови крупного рогатого скота в зависимости от возраста, Лабораторная практика, 6—7, 1933 г.
10 Иванова О. А., Величина эритроцитов у крупного рогатого скота, Биолог. журнал, т. II, вып. 4—5, 1935.
11 Кожарин Ф. и Самохвалова Г., Некоторые элементы крови при гибридизации яка с местным скотом, Биолог. журнал, т. III, 3, 1934.
12 Колесник Н. Н., Рост и скороспелость животных, Рукопись, 1937.
13 Кушнер Х. Ф., Состав крови овец в связи с их продуктивностью, Изв. Академии Наук, Серия биологическая, 2, 1937.
14 Кушнер Х. Ф., Состав крови верблюдов в связи с их рабочими качествами, Доклады Академии Наук, т. 18, № 9, 1938.
15 Кушнер Х. Ф., Гетерозис мулов в связи с особенностями их крови, Доклады Академии Наук, т. 19, № 9, 1938.
16 Кудрявцев А. и Кудряшев М. Основной обмен у свиней в периоды беременности и лактации, Труды Всес. Ин-та эксперим. ветеринарии, т. X, 1935.
17 Никитин В., Лобанова В. и др. Возрастные изменения состава крови крупного рогатого скота, Сборник трудов Харьковского зоотехн. ин-та, вып. 1, 1934—35 г.
18 Черноруцкий М. В., Дальнейшие наблюдения над конституцией больных во внутренней клинике, Труды 8-го Всес. съезда терапевтов, 1926 г.
19 Ярославцев П. Ф., Ярославский скот, 1937 г.
20 Abderhalden, E., Kotschneff, N., London, E., Loewy A., Die Wirkung des Höhenklimas auf den tierischen Organismus, Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 216, 1927.
21 Andreesen, Untersuchungen über die Beziehungen der roten Blütkörperchen zu Alter, Grävidität, Leistungsfähigkeit beim schwarz-und rotbunden ostfriesischen Niederungsvieh, Dissertation 1922 (цитировано по F. Richter).
22 Bürcker, K., Ederle, R. und Kircher, F., Über der sauerstoffübertragenden Oberfläche des Blutes bei Änderung der respiratorischen Oberfläche der Lungen, Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 167, 1917.
23 Bürcker, K. Gewinnung, qualitative und quantitative, Bestimmung des Hämoglobins, Tigerstends Handbuch der Physiol. Methodik., Bd. 11., Abt. I, 1913.

[24] Bürcker K., Joss, Moll und Neumann, Die phisiologischen Wirkungen des Höhenklimas, Z. S. f. Biol., Bd. 61, 1914.
[25] Christ H., Der Einfluss der Schwangerschaft auf die Respiration des Schweines, Z. S. f. Züchtung, Reihe B, 31, 1934.
[26] Dietrich H. A., Studien über Blutveränderungen bei Schwangeren, Gebärenden und Wöchnerinnen, Arch. Gynäkol., V. 94, 1898.
[27] Duerst J., Gründlagen der Tierzucht. Berlin, 1931.
[28] Gibson J., Keeley J. and Pijoan M., The blood volume of normal dogs, Amer. Journ. of Physiol., V. 121, p. 800, 1938.
[29] Gildea E. F., Kahn E., and Man B., The relationship between body build and serum lipoids, Amer. J. Psychiatr., V. 92 (6), p. 1247, 1936.
[30] Götze R., Züchterisch-biologische Studien über Blutausrüstung der landwirtschaftlichen Haustieren, Z. S. f. Konstitutionslehre, Bd. IX, H. 3—4, 1923.
[31] Gregg N. W., Lutz B. B. and Schneider E. C., Changes in blood and circulation in man from short exposure to low oxygen pressure, Amer. J. physiol., V. 50, p. 216—251, 1919.
[32] Hinterlang N., Beitrag zur Frage des Säure-Basengleichgewicht in der Schwangerschaft, по реферату Berichte u. d. ges. Biol., Abt. B., Bd. 103, 597, 1937.
[33] Jonxis J. N., Das Vorkommen fetalen Hämoglobins beim jungen Säugling, Mschr. Kindergeneesk, Bd. 6, p. 356, 1937.
[34] Kleeberg E., Das Blutbild des gesunden Schafes. Dissertation, 1927 (цитир. по Schäper).
[35] Kronacher C., Patow C. und Schäper W., Blutwerte, Konstitution und Leistung, Z. S. Züchtung, Reihe B., Bd. 23, 1932.
[36] Krumbhaar E. B., The Erythrocyte, Special Cytology, v. 2, 1932.
[37] Leuchtenberger Fr., Untersuchungen über die Alkalität des Blutes an unseren Haustieren, Landwirtschaftl. Jahrbüch., Bd 70, S. 1—29, 1929.
[38] Lozoya S., Das Volumen des kreisenden Plasmas und Blutes in der Höhe (по реферату), Berichte u. d. ges. Biologie, Abt. B., Bd. 100, S. 255, 1937.
[39] Mc Day C. M., The haemoglobin and total phosphorus in the cows and bulls, Journ. Dairy Sci., Bd 14, 1931.
[40] Muller G. A. Beitrag zur Kenntniss des Oxyhämoglobins im Blute der Haussäugetiere und des Hausgeflügels, Dissertation, 1886 (цитировано по Welsch).
[41] Naegeli O., Blutkrankenheit und Blutdiagnostik, Berlin und Leipzig, 1919.
[42] Nylin G., Periodical variations in growth, standart metabolism and oxygen capacity of the blood in children, Acta medica scandinavia, Supplementum, 31, 1929.
[43] Obuch K., Die Blutalkalireserve bei unseren Haustieren, Dissertation. (по реферату), Z. S. f. Züchtung, Reihe B., Bd 21, S. 521, 1931.
[44] Powers J., Bowie M. and Howard J., Some observations on the blood of normal dogs, Americ. Journ. of Physiol., v. 92, p. 665, 1930.
[45] Prohaska L., Untersuchungen über die Bedeutung der physiologischen Blutbeschaffenheit von Milchkühen, Dissertation, 1908 (цитировано по Götze u. Richter).
[46] Richter F., Untersuchungen über die Beziehung der Blutbeschaffenheit zu Alter, Gravidität, Milchleistung, Rasse und Gesamtkonstitution, Kühn. Archiv, Bd. 11, 1926.
[47] Schenkenbach H., Der Einfluss des Weideganges auf die Bildung von roten Blutkörperchen im Vergleich zur Stallhaltung, Züchtungskunde, Bd. 1, H. 6, 1926.
[48] Scheuermann B., Klinische Untersuchungen über den Hämoglobingehalt des Blutes der Wiederkauer, Dissertation 1913 (цитировано по Richter u. Götze).
[49] Schmaltz R., Geschlechtsleben der Haussäugetieren, Berlin, 1912.
[50] Schultz E., Untersuchungen über die Beziehungen der Blutbeschaffenheit zu der Leistungsfähigkeit bei Milchkühen, Fühlings landwirtschftl. Z. S., Bd. 55, 1906.
[51] Spiga-Clerici A., По реферату Berichte ü. d. ges. Biol, Abt. B. Bd. 103, S. 405, 1937.
[52] Storch A., Untersuchungen über den Blutkörperchengehalt des Blutes der landwirtschaftlichen Haussäugetiere, Dissertation 1901 (цитировано по Sustschowa u. Götze).
[53] Subbotin V., Mitteilung über den Einfluss der Nahrung au fdem Hämoglobingehalte des Blutes, Z. S. f. Biologie, Bd. 7, 1871.
[54] Sustschowa N., Untersuchungen über den Einfluss des Geschlechtes und der Kastration auf die Zahl der roten Blutkörperchen und dem Hämoglobingehalt bei Rinder, Schweinen und Schafen, Arch. f. Anat. Physiol., Jg. 1910.
[55] Turowski H., Über das Verhalten der körperlichen Elemente zueinander, Dissertation 1908 (цитировано по Götze u. Sustschowa).
[56] Vollmer H. Über Formenbestandteile und Hämoglobingehalt des Schafeblutes, Deut. Tierärtzl. Wochenschrift, Jahrgang 35, № 18, 1927.
[57] Welsch W., Das Blut der Haustiere mit neueren Methoden untersucht. V Mitteilung, Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 198, 1923.
[58] Wild M., Untersuchungen über den Hämoglobingehalt und die Anzahl der roten und weissen Blutkorperchen bei Schwangeren und Wöchnerinnen. Arch. Gynäkol., v. 93, 1897.
[59] Wintrobe M. M., A study of the correlation of certain characters of the blood with bodyweight, stature and surface area, Human biology, 2, p. 277, 1930.

H. F. KUSHNER. INVESTIGATION OF THE COMPOSITION IN THE BLOOD OF YAROSLAV CATTLE IN CONNECTION WITH THEIR PRODUCTIVITY

SUMMARY

As a result of an investigation of the composition of the blood of Yaroslav cattle at the Uspensky Farm (Yaroslav Region) as regards haemoglobin content, number and size of erythrocytes, and reserve alkalinity, we have drawn the following conclusions:

1. The herd of Yaroslav cattle at the Uspensky Farm, with which 50 years of breading work has been conducted, is distinguished by higher milk records, larger body weight, and a more eurysome type of conformation than other herds of Yaroslav breed.

2. Newly born calves, in contrast to those 1 or 2 months old, have in their blood traces of their embryonic conditions of existence, expressed in a higher content of haemoglobin and larger erythrocytes. It is to be presumed that such a state of the blood is a reaction of an adaptive nature to conditions of oxygen starvation in a rapidly growing embryo.

3. Sexual dimorphism as regards haemoglobin content, number of erythrocytes, and reserve alkalinity — in mature animals is always expressed by higher indices in the case of the bulls, while in young, unweaned animals the indices of female calves are higher than those of male calves. It has been shown that this peculiarity of the blood of female calves is connected with their greater energy of growth at this particular time.

4. Cows in calf for 5 months and over had higher indices as regards haemoglobin content and number of erythrocytes than cows in calf for not over 3 months.

5. Cows classed as tubercular (by the tuberculin test) had a higher haemoglobin content and a greater number of erythrocytes but a lower index of reserve alkalinity than healthy cows. The increase of haemoglobin content and number of erythrocytes in cows giving positive reaction to tuberculin is, apparently, a compensatory reaction following a weakening of the lung functions.

6. Cows of the high-record class, distinguished from all the other cows by their higher milk productivity, greater body weight, and higher index of eurysomy, had also higher indices of the blood as regards haemoglobin content and number of erythrocytes, which evidently is linked with the fact that the process of metabolism in them is more intensive.

7. Animals of like age and health, having a haemoglobin content higher than the average index for the group (indicated in the table as plus-variants as regards haemoglobin) were distinguished from the minus-variants by greater body weight. As regards milk productivity, no differences were revealed in cows differing in haemoglobin content.

8. A comparison of the 1936 and 1937 progeny of the two principal bulls showed that the progeny from the bull „Dobryak 47" which were characterised by the best growth indices, had at the same time higher indices as regards haemoglobin content and number of erythrocytes.

9. Comparison of the indices of the blood of Yaroslav cattle with corresponding data obtained by us earlier with respect to Hereford, Shorthorn, Kalmuk, and local Dagestan mountain breeds shows that breeds of cattle of the eurysome type of conformation are characterized by higher indices of the blood, and that the lower the index of eurysomy in such breeds the lower is the index of the oxydizing ability of the blood.

10. Data of haematological investigations undoubtedly facilitate an evaluation of the constitution of animals, which is usually based only on morphological characters. There is every basis to assume that the further extension of work in this field will without any doubt aid in our practical breeding work.

Institute of Genetics,
Academy of Sciences of the USSR
Moscow

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук **Classe des sciences biologiques**

Н. Н. МЕДВЕДЕВ

ПРЕОДОЛЕНИЕ БЕСПЛОДИЯ У СВЕРХСАМОК DROSOPHILA MELANOGASTER ПУТЕМ ПЕРЕСАДКИ ЯИЧНИКОВ

(Представлено академиком УАН **А. А. Сапегиным**)

В наших опытах по пересадке яичников у личинок мушки дрозофилы, выполняемых в связи с проверкой вопроса о неадэкватности влияния сомы на наследственные особенности организма, нам пришлось иметь дело со сверхсамками, личинки которых в определенном проценте случаев возникали в одной из наших культур благодаря особому типу наследования в ней Х-хромосом. Как известно, сверхсамки у дрозофилы представляют собой особей, у которых, наряду с диплоидным набором автосом, имеются не две, как у нормальной самки, а три Х-хромосомы. Благодаря этому половой индекс или соотношение числа половых хромосом с числом автосом, равное у нормальной (диплоидной) самки 1 (2X:2A), у сверхсамки оказывается смещенным в сторону женского полового состояния с индексом, равным 1.5 (3X:2A). Подобное нарушение соотношения между числом Х-хромосом и числом автосом, а следовательно, и соотношения между факторами женского пола [которые по новейшим исследованиям находятся в Х-хромосоме (Dobzhansky and Shultz, 1934)] и факторами мужского пола (находящимися в автосомах) приводит к возникновению у сверхсамок ряда морфологических и физиологических особенностей, по которым они отличаются от обычных диплоидных самок. Не входя в рассмотрение морфологических различий между двумя сравниваемыми типами самок, мы укажем здесь лишь на две наиболее интересные в данной связи особенности сверхсамок, касающиеся физиологии развития и размножения.

Одна из них заключается в том, что сверхсамки в громадном большинстве случаев оказываются неспособными проделать до конца развитие и рано или поздно погибают, не достигнув взрослого состояния. Проделывает же полный цикл развития и достигает стадии imago только очень незначительная часть сверхсамок, в большинстве случаев составляющая лишь доли процента от общего их числа, теоретически ожидаемого в том или ином скрещивании. Следует, впрочем, отметить, что количество вылупляющихся сверхсамок иногда достигает 5% и, повидимому, зависит от генотипа данной линии и окружающей температуры (Dobzhansky, 1928).

Что касается времени отмирания развивающихся сверхсамок, то этот вопрос пока еще никем не был подробно разработан. Однако некоторые наблюдения по этому вопросу, как Добржанского (Dobzhansky, 1928), так и наши собственные, дают основания полагать, что отмирание развивающихся сверхсамок происходит, главным образом (если не исключительно) на стадии куколки.

Второй особенностью взрослых сверхсамок является их полное бесплодие. Несмотря на то, что яичники достигших взрослого состояния сверхсамок по внешности развиты нормально и содержат зрелые яйца, а в семяприемниках после спаривания можно найти пучки подвижных

сперматозоидов — тем не менее до сих пор не было известно ни одного случая получения потомства от сверхсамок. Точно так же не было известно, всегда ли происходит откладка сверхсамками яиц и проходят ли эти последние хотя бы первые стадии развития.

Все эти вопросы, связанные с механизмом развития и причинами отмирания сверхсамок в онтогенезе, равно как и вопрос о природе бесплодия взрослых сверхсамок, не могли не заинтересовать нас в связи с нашими опытами по пересадке женской гонады, имеющими, как это было отмечено выше, несколько иные задачи. При этом мы, прежде всего, хотели получить ответ на вопрос о том, являются ли ткани отмирающих сверхсамок потенциально настолько же жизнеспособными, как и ткани нормального диплоидного организма и не вызвано ли отмирание сверхсамок нарушением некоторых общих процессов развития, не связанных ближе с клеточной физиологией самих тканей.

С целью получения ответа на этот вопрос мы пересаживали различные имагинальные диски сверхсамочных личинок нормальным личинкам того же возраста и затем наблюдали за их дальнейшим развитием в теле хозяина иного генетического строения.

Как показали исследования Бидла и Эфруси (Beadle and Ephrussi, 1935), глазной зачаток взрослой личинки, будучи пересажен другой личинке, растет и развивается в ней почти совершенно нормально и точно так же, как это имеет место в нормальном случае, заканчивает развитие выработкой пигмента, свойственного данному зачатку по генотипу. Отличие пересаженного глаза от нормального, дефинитивного, заключается лишь в том, что он развивается в брюшной полости и, в противоположность нормальному, оказывается вывернутым наизнанку; благодаря этому образующий роговицу поверхностный слой (cornea) фасетчатого глаза обращен внутрь его, в то время как чувствующие элементы глаза (рабдиты, пигмент и др.) расположены снаружи.

Равным образом, при исследовании вопроса о характере развития мутантов окраски тела у дрозофилы нами было установлено, что как крыловой (вернее мезоторакальный) диск, так и диски всех других органов (ножек, антенн и др.) также развиваются нормально после пересадки их другим личинкам (Медведев, 1936 и неопубликованные данные). Следовательно, изучение характера развития имплантированных дисков диплоидных личинок и дисков сверхсамок должно дать ответ на поставленный выше вопрос о равнопотенциальности тканей сравниваемых типов самок.

Соответственно с этим была произведена пересадка имагинальных дисков глаз, крыльев, ножек и др., взятых от сверхсамочных личинок женским и мужским личинкам нормального типа. Кроме того, была выполнена такая же серия контрольных опытов, в которых зачатки нормальных личинок пересаживались нормальным же личинкам.

Сравнение развившихся в обеих сериях органов с несомненностью показало, что все зачатки сверхсамочных личинок развиваются в теле нормальной диплоидной особи совершенно нормально и не обнаруживают никаких уклонений от нормы: во всех тех случаях, когда операция была удачной и пересаженный зачаток развивался, он ничем не отличался от нормального, развившегося в таких же условиях. Отсюда мы вправе сделать вывод, что большая часть тканей сверхсамки (если только не все) потенциально совершенно равноценны тканям нормальной личинки и что отмирание сверхсамок, повидимому, обусловлено некоторым нарушением координации общих процессов развития, являющихся по своей природе скорее гуморальными, нежели связанными с внутриклеточной физиологией.

После установления этого факта, естественно, возник вопрос о возможности изучения этим же методом яичников сверхсамок и попытки получения таким путем потомства от сверхсамок, которые, как это уже было отмечено выше, нормально абсолютно бесплодны.

Простейший способ получения сверхсамок заключается в скрещивании с нормальными самцами таких же нормальных (диплоидных) самок со сцепленными X-хромосомами. Такие самки имеют два набора хромосом и, кроме того, одну добавочную Y-хромосому. Благодаря тому, что обе сцепленные X-хромосомы всегда наследуются совместно, у таких самок образуется не один, как обычно, а два типа яиц — с двумя (сцепленными) X-хромосомами и с Y-хромосомой. При оплодотворении их сперматозоидами с X-хромосомой возникают сверхсамки (3X : 2A) и патроклинные самцы (XY : 2A), а при оплодотворении сперматозоидами с Y-хромосомой — подобные матери самки с добавочной Y-хромосомой (XXY : 2A). Теоретически возможный здесь четвертый тип зигот с двумя YY-хромосомами (YY : 2A) никогда не выживает.

В нашем случае личинки сверхсамок, использованных как для вышеописанных опытов по пересадке имагинальных дисков, так и для первой серии пересадок яичников (см. ниже) возникали от таких же самок со сцепленными X-хромосомами, которые, помимо двух своих яичников, имели 1—2 дополнительных яичника, пересаженные им на стадии личинки. Сцепленные X-хромосомы этих самок имели гены yellow (желтое тело), white (белые глаза) и forked (вильчатые щетинки), а II-хромосома была сбалансирована при помощи летальных генов Curly (загнутые крылья) и Unfolded (растопыренные крылья) *. Что же касается генетического строения дополнительных (пересаженных) яичников, то они брались из линии мух, X-хромосома которых имела гены следующих особенностей: vermilion (киноварная окраска глаз), Bar (полосковидные глаза) и Beadex (выщербленные крылья).

Так как самцы, с которыми скрещивались такие самки, имели в X-хромосоме гены vermilion, Bar и Beadex, то возникающие от этого скрещивания сверхсамки имели следующее строение: $\frac{\widehat{ywf}}{vBBx}\ \frac{Cy}{+}\left(\frac{Uf}{+}\right)$. Кроме сверхсамок, здесь возникали также женские личинки типа $\widehat{ywf}\ Y\ \frac{Cy}{+}$ (или $\frac{Uf}{+}$) и женские же личинки, гомозиготные по признакам vermilion, Bar и Beadex (от пересаженных яичников). От первых личинки сверхсамок можно легко отличить по окраске шипиков на хитиновом покрове личинок и по окраске мальпигиевых трубочек, а от вторых — по замедленному развитию и строению куколок, которые у сверхсамок обладают целым рядом морфологических и анатомических особенностей, резко отличающих их от куколок нормальных мух.

От личинок сверхсамок вышеописанного строения были взяты яичники и пересажены (по 1—2) личинкам дикого типа. Из оперированных личинок развилось 8 самок, которые были скрещены в массовой культуре с самцами yellow (желтое тело). В потомстве этих самок, которое в массе состояло из мух, происшедших от яичников хозяина (в табл. 1 не приведены), были найдены 2 самца с особенностями vermilion, Bar и Beadex. Эти самцы могли возникнуть только от пересаженного и прижившегося яичника сверхсамки, если только не была допущена ошибка при отборе для операций личинок сверхсамок. Так как, однако, возможность такой ошибки нельзя было исключить полностью (см. выше), то полученные результаты были взяты под сомнение, а самый опыт был повторен с культурами, исключающими всякое сомнение при истолковании могущих возникнуть результатов.

Соответственно с этим для следующих двух опытов личинки сверхсамок были получены путем скрещивания обычных (не оперированных) самок со сцепленными X-хромосомами с самцами, X-хромосома которых была маркирована генами vermilion, Bar, Beadex в III опыте и не имела

* Летальный в гомозиготном состоянии мутант Unfolded (растопыренные крылья) недавно найден М. Л. Бельговским в нашей лаборатории.

генов этих мутационных особенностей во II опыте. Сцепленные X-хромосомы самок несли те же самые гены, т. е. yellow, white и forked.

Во второй серии пересадок из оперированных личинок развились и вылетели 5 по внешности нормальных самок, которые были скрещены с такими же самцами в массовой культуре. В потомстве этих самок, помимо других мух (которые произошли от яичников хозяина и которые также в таблице не приведены), были получены два самца, один из которых был с признаком Curly, а другой — с признаком Unfolded.

В третьей серии пересадок вылетело 6 по внешности также нормальных самок, в потомстве которых от скрещивания с нормальными самцами в числе других были найдены 2 мухи-самки с признаками желтого тела (yellow), белых глаз (white), вильчатых щетинок (forked) и закрученных крыльев (Curly) и один самец с киноварными (vermilion) и полосковидными (Bar) глазами, выщербленными и закрученными крыльями (Beadex, Curly). Все только что перечисленные мухи второго и третьего опытов могли возникнуть лишь от пересаженных и прижившихся яичников сверхсамок, которые обладали генами этих особенностей.

Таблица 1

Результаты опытов по пересадке яичников сверхсамок нормальным самкам

№№ опытов	Генетическое строение яичников хозяина	Генетическое строение пересаженного яичника сверхсамки	Генетическое строение самцов, с которыми скрещивались оперированные самки	Потомство от пересаженного яичника	
				♀♀	♂♂
I	Дикий тип	$\frac{\overset{\frown}{ywf}}{vBBx}\ \frac{Cy}{+}\ \left(\text{или}\ \frac{Ub}{+}\right)$	yellow	—	2vBBx
II	„ „	$\frac{\overset{\frown}{ywf}}{+++}\ \frac{Cy}{Uf}$	Дикий тип	—	1 Cy 1 Uf
III	„ „	$\frac{\overset{\frown}{ywf}}{vBBx}\ \frac{Cy}{Uf}$	„ „	2 $\overset{\frown}{ywf}$ Cy	1 vBBx Cy
			Всего	2	5

Таким образом, результаты двух последних опытов не оставляют никакого сомнения в том, что яичники сверхсамок, равно как и большинство рассмотренных выше зачатков различных органов и тканей развивающейся сверхсамки, потенциально обладают совершенно нормальной жизнеспособностью и что смертность куколок или полное бесплодие изредка выживающих сверхсамок обязано каким-то другим причинам, требующим дальнейшего изучения.

Когда большая часть только что рассмотренных опытов была закончена, появилось сообщение Бидла и Эфруси (Beadle and Ephrussi, 1937), в котором авторы описали результаты таких же опытов по пересадке яичников сверхсамок, несколько дополнив свои наблюдения небольшими данными по перекресту в X-хромосомах сверхсамок, который им попутно удалось наблюдать. При этом авторами была использована в качестве хозяина особая линия мух с геном female-sterile (женское бесплодие), вызывающим недоразвитие яичников и полное бесплодие у гомозиготных по этому гену самок. Поэтому, если таким самкам пересадить яичники из какой-либо другой линии, то все их потомство, если только оно вообще возникает, происходит от пересаженных яичников.

Из сопоставления приведенных выше данных о бесплодии сверхсамок с таковым других, достаточно хорошо изученных случаев бесплодия,

уже сейчас становится возможным сделать вывод о том, что природа этого явления, если даже его рассматривать только в рамках вида, далеко не всегда одинакова и что в некоторых случаях она может быть преодолена путем того или иного вмешательства в процессы развития или функциональной деятельности организма.

В этой связи представляют интерес опыты Клэнси и Бидла (Clancy and Beadle, 1937) по пересадке яичников трех других рас дрозофилы, а именно singed (опаленные щетинки), fused(слившиеся жилки крыла) и упоминавшейся выше расы female-sterile, использованной Бидлом и Эфруси в качестве хозяина при пересадке яичников сверхсамок. Самки этих рас совершенно бесплодны, благодаря чему культуры этих мутантов могут поддерживаться только в гетерозиготном состоянии. Результаты опытов Клэнси и Бидла показали отсутствие какого бы то ни было влияния нормального в отношении плодовитости хозяина на развившиеся в нем яичники любой из этих бесплодных рас. Так же, как и в нормальном случае, пересаженные яичники продуцировали яйца, совершенно неспособные к развитию, или, как это наблюдалось в случае мутанта female-sterile, оставались такими же рудиментарными и совершенно не образовывали яиц. Совершенно очевидно, что бесплодие рассматриваемых мутантов обусловлено генетическим строением самого яичника и по своей природе отличается от такового сверхсамок.

В связи с обсуждаемым вопросом представляет также значительный интерес недавнее исследование Хадорна (Hadorn, 1937), показывающее, в каком направлении должны итти поиски причин, вызывающих как бесплодие, так и различные другие аномалии развития или функциональной деятельности организма. Этот автор изучил причины замедленного окукления личинок в линии мух, имеющих ген lethal-giant (летальный, гигантский), который не только убивает гомозиготных по этому гену куколок, но и очень замедляет окукление личинок. Путем пересадки этим последним различных тканей и зачатков органов Хадорн с полной несомненностью показал, что причиной замедленного окукления гомозиготных личинок lethal-giant является каким-то образом нарушенная деятельность так называемой кольцевой железы („ring-gland"), находящейся у личинки в непосредственной связи с будущими полушариями головного мозга. Инъецируя эту железу личинкам, которые нормально окукливаются с большим запозданием, автору удалось сократить личиночный период жизни и вызвать значительно более раннее их окукление, несмотря даже на то, что операция сама по себе влечет некоторое замедление окукления, вызванное ранением личинки и потерей или разбавлением кровяной жидкости. Заметим мимоходом, что в этих же данных, повидимому, находят свое подтверждение взгляды старых авторов, согласно которым образование гормона окукления у насекомых связано с деятельностью переднего отдела личинки, а, может быть, и непосредственно нервного ганглия.

Как видно отсюда, такой сложный процесс, как окукление, регулируется или ближайшим образом связан с деятельностью одного определенного органа. Возможно, что и во многих других случаях удастся связать дисгармонии в развитии с нарушениями деятельности отдельных, сравнительно простых органов и таким же путем направить развитие в желательном направлении.

В заключение мы хотели бы сказать несколько слов об отношении полученных в опытах со сверхсамками результатов к проблеме гормональных влияний у насекомых и, в частности, у дрозофилы, и о возможности дальнейшего изучения этого вопроса методом пересадок.

Оставляя пока в стороне вопрос о природе тех влияний, которым подвергается яичник сверхсамки во время дифференцировки его в теле нормального хозяина, необходимо указать, что вопрос о наличии у дрозофилы гормонов до сих пор решался отрицательно. Об этом в первую очередь свидетельствуют исследования старых авторов (Kopeć, 1908, 1910,

1911; Meisenheimer, 1907, 1909 и др.), показавшие, что кастрация гусениц бабочек и даже пересадка у них гонад противоположного пола не вызывает никаких изменений в строении взрослых самцов и самок, развивающихся из оперированных таким путем гусениц.

Позднее к этой серии фактов прибавились данные по наблюдениям над гинандроморфами у дрозофилы, представляющими собой особей, у которых различной величины участки тела ($^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_8$ и т. д.) одного пола развиваются и существуют рядом с участками тела противоположного пола без видимого влияния их друг на друга.

Наконец, в самое последнее время вопрос о возможности гормональных влияний у насекомых подвергся неоднократной проверке на дрозофиле в опытах по пересадке половых желез особям противоположного пола (Ephrussi and Beadle, 1935; Dobzhansky and Beadle, 1936; Monod and Poulson, 1937 и др.). Все эти исследования согласно подтвердили наблюдения старых авторов, показав отсутствие у дрозофилы гормональных влияний по схеме хозяин — имплантант в обоих направлениях. При этом оказалось, что при пересадке яичника мужской личинке или, соответственно, семенника — женской личинке, развитие хозяина и имплантанта носит автономный характер. Благодаря этому самки и самцы imago, имеющие в теле развитые гонады противоположного пола, не отличаются от нормальных особей своего пола ни в отношении половых признаков, ни в отношении физиологии размножения. Равным образом, как яичники, так и семенники, будучи пересажены особям противоположного пола, развиваются совершенно нормально, не подвергаясь сколько-нибудь заметному тормозящему влиянию со стороны гонады хозяина.

Однако, несмотря на всю убедительность вышеприведенных данных об отсутствии гормональных влияний у насекомых и о резком отличии этих последних от позвоночных, при окончательном решении рассматриваемой проблемы нельзя не учесть некоторых фактов и соображений, делающих отрицательное ее решение не столь очевидным. Мы имеем в виду исследование Добржанского, который еще в 1931 году показал, что в некоторых случаях взаимодействие между мужскими и женскими тканями у гинандроморфов Drosophila simulans все же наблюдается и что этому влиянию подвержены не только репродуктивные органы гинандроморфов, но иногда и мутантные особенности (Dobzhansky, 1931). Так, например, оказалось, что на развитие семенника оказывает сильное тормозящее влияние наличие у гинандроморфа женских выводных протоков, причем это влияние выражено особенно сильно в тех случаях, когда семенник прикреплен к женским выводным протокам. Точно так же при одновременном присутствии у гинандроморфа мужских и женских выводных протоков последние всегда оказываются задержанными в развитии. Равным образом окраска семявыносящих канальцев (vasa efferentia), свойственная им по генотипу, оказывается измененной под влиянием яичника в женскую сторону, если яичник был прикреплен к vas efferens или лежал в непосредственной близости от этого последнего.

Эти наблюдения дали Добржанскому возможность говорить, хотя и в осторожной форме, о наличии у гинандроморфов дрозофилы каких-то веществ, которые в отдельных случаях влияют на развитие признаков противоположного пола.

Что же касается рассмотренных выше опытов по пересадке гонад, то наблюдающиеся здесь отрицательные результаты, возможно, обязаны тому, что нормальные самцы и самки представляют собою настолько хорошо сбалансированные системы, что имеющиеся здесь гормональные влияния не достигают того порога, за пределами которого происходит смещение признаков особи в противоположном направлении. Нечто подобное наблюдалось, как известно, Добржанским и Шульцем в их опытах по влиянию на проявление интерсексуальности дополнительных фрагментов Х-хромосомы, в которой сосредоточены факторы женского пола (Dobzhansky and Shultz,

1934). Эти авторы с полной несомненностью показали, что прибавление таких дополнительных фрагментов X-хромосомы нормальному самцу или самке не приводит к каким-либо изменениям половых и мутантных особенностей.

Совершенно иное наблюдается, когда такие фрагменты прибавлялись к интерсексам, представляющим собой несбалансированные системы, весьма чувствительные даже к незначительным изменениям генного баланса. В этих случаях наблюдалось явное смещение признаков интерсекса в сторону женственности, причем степень этого смещения находилась в прямой зависимости от протяженности прибавляемого к интерсексу фрагмента X-хромосомы.

Отсюда напрашивается мысль о том, — не представляют ли собой интерсексы у дрозофилы такой генетической системы, которая является чувствительной не только к изменениям определяющего пол генного баланса, но и к влиянию гормонов, возможно, присутствующих у дрозофилы в таких количествах, которые до сих пор не удавалось открыть обычными методами исследования.

Насколько это предположение является справедливым, покажут исследования ближайшего будущего.

Институт генетики
Академия Наук СССР
Москва

Поступило 25 XII 1936.

ЛИТЕРАТУРА

1. Добржанский Ф., Исследования над интерсексами и суперсексами у Drosophila melanogaster, Изв. Бюро по генетике., 8, 91—158, 1930.
2. Медведев Н. Н., Мутанты окраски тела у дрозофилы в опытах с пересадками имагинальных дисков, Доклады АН СССР, том XIV, 1, 45—47, 1937.
3. Beadle G. W. and Boris Ephrussi, Transplantation in Drosophila, Proc. Nat. Acad. Sci., 21, 642—646, 1935.
4. Beadle G. W. and Boris Ephrussi, Ovary transplants in Drosophila melanogaster: meiosis and crossing over in superfemales, Proc. Nat. Acad. Sci., 23, 356—360, 1937.
5. Clancy C. W. and G. W. Beadle, Ovary transplants in Drosophila: studies of the characters singed, fused, and female-sterile, Biolog. Bull., LXXII, 47—56, 1937.
6. Dobzhansky Th., The effect of temperature on the viability of superfemales in Drosophila melanogaster, Proc. Nat. Acad. Sci., 14, 671—675, 1928.
7. Dobzhansky Th., Interaction between female and male parts in gynandromorphs of Drosophila simulans, W. Roux'Arch. f. Extwmech. d. Org., 123, 719—746, 1931.
8. Dobzhansky Th. and G. W. Beadle, Studies on hybrid sterility. IV. Transplanted testes in Drosophila pseudoobscura, Genetics, 21, 832—840, 1936.
9. Dobzhansky Th. and J. Shultz, The distribution of sex factors in the X-chromosome of Drosophila melanogaster, Journ. Genetics, XXVIII, 349—386, 1934.
10. Ephrussi Boris and G. W. Beadle, La transplantation des ovaries chez la Drosophile, Bull. Biologique, 69, 492—502, 1935.
11. Hadorn E., An accelerating effect of normal „ring-glands" on puparium formation in lethal larvae of Drosophila melanogaster, Proc. Nat. Acad. Sci., 23, 478—484, 1937.
12. Kopeć St., Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen, Bull. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. math.-natur., 893—913, 1908.
13. Kopeć St., Über morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen, Ebenda, SS. 186—198, 1910.
14. Kopeć, Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen, Arch. Entw.-mech., 33 : 1—116, 1911.
15. Meisenheimer J., Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Extirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen, Zool. Anz. 32 : 393—400, 1907.
16. Meisenheimer J., Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen, Ebenda, 35 : 446—450 1910.
17. Monod, J. and D. F. Poulson, Specific reactions of the ovary to interspecific transplantation among members of the melanogaster group of Drosophila, Genetics, 22, 257—263, 1937.

N. N. MEDVEDEV. OVERCOMING THE STERILITY IN DROSOPHILA MELANOGASTER SUPERFEMALES BY MEANS OF OVARY TRANSPLANTATIONS

SUMMARY

1. In the present paper there are described the results of successful experiments on transplantation of the imaginal discs and ovaries of superfemales. The latter in the great majority of cases die at the pupal stages of development while those reaching the adult stage are completely stérile.

2. The eye, wing and other imaginal discs of superfemale larvae when developed in the normal host are always quite similar to the normal control implants grown under the same developmental conditions.

3. Superfemale ovaries when grown in the normal female host recovered fertility and produced offspring.

4. In connection with this findings the possible nature of disturbances taking place in the development of superfemale is discussed.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук **Classe des sciences biologiques**

А. А. ПРОКОФЬЕВА-БЕЛЬГОВСКАЯ

ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РАЗЛОМОВ Х-ХРОМОСОМЫ DROSOPHILA MELANOGASTER В РАЙОНЕ ЛОКУСА WHITE

(Представлено академиком **Н. И. Вавиловым**)

Цитологическое изучение разрывов в ограниченном участке хромосомы представляет собой интерес в связи с попытками разрешения с цитологических позиций проблемы связи гена с элементарными материальными структурами, наблюдаемыми под микроскопом.

Настоящее исследование касается анализа некоторых разломов Х-хромосомы в слюнных железах D. melanogaster в районе локуса white.

Исследование разломов в этом районе представляет особый интерес, так как многие из них сопровождаются появлением мозаицизма, природа которого до последнего времени остается невыясненной. Последние цитологические данные Шульца (Morgan, Bridges, Schultz, 1936), обнаружившего утерю в некоторых ядрах клеток слюнных желез личинок из линий „mottled" значительной части Х-хромосомы, говорят как будто в пользу его предположения об утере хромосомой части своего вещества в мозаичных клетках. Однако эти данные вызывают некоторые сомнения тем более, что последнее цито-генетическое исследование по этому вопросу, проведенное Демерецом и Слизинской (Demerec M. and Slizynska, 1937), также не подтверждают выводов Шульца.

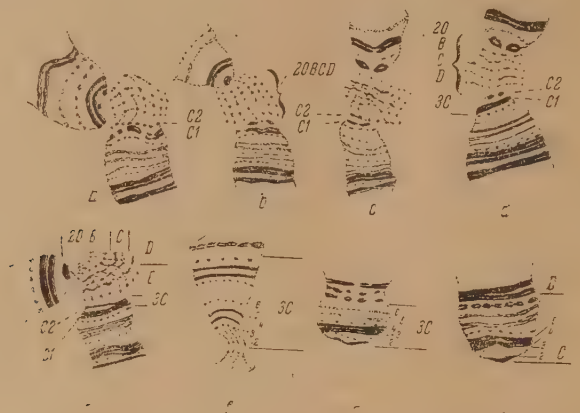
Для выяснения поведения хромосом в мозаичных линиях я провела тщательное исследование района локуса white во многих ядрах клеток слюнных желез трех мозаичных линий w^{mt4}, w^{mt5}, $w^{mt\,Med}$. Кроме того, было исследовано строение локуса white в линиях rst^2 и rst^3.

Исследуемый район состоит из шести дисков: два резко красящихся сплошных диска 3C1 и 3C2, за ними тонкий хромиольный диск 3C3 и за ним опять два хорошо красящихся диска 3C4 и 3C5 и тонкий диск 3C6, повторяющих строение дисков 3C1, 3C2 и 3C3 (фиг. 6).

1. **white** $^{mottled\,4}$ (фиг. 1). Х-хромосома этой линии содержит большую инверсию с левым разрывом в районе локуса white и правым — в инертном районе. Цитологический анализ разрывов дает следующую картину: левый разрыв прошел внутри резко красящегося диска 3C2, от которого на левом конце Х-хромосомы осталась приблизительно половина материала. В некоторых ядрах на левом конце Х-хромосомы диск 3C2 представлен двумя резко красящимися крупными хромиолями (фиг. 1, b, d), тогда как в других начавшееся расхождение хромонем инертного района, приближенного благодаря инверсии к локусу white, распространяется и на оставшуюся часть диска 3C2, и тогда он представлен многими мелкими хромиолями, иногда почти не отличимыми от хромиоль инертного района (фиг. 1a, c). В некоторых случаях расхождение хромонем распространяется и на диски 3C1, и тогда оба близких к разрыву диска — 3C1 и оставшаяся часть диска 3C2 имеют (прерывистое) хромиольное строение, сходное со строением инертного района.

На правом конце Х-хромосомы можно обнаружить расположенные вблизи разрыва диски 3С3, 3С4 и 3С5 (фиг. 1, f, g, h). Часть диска 3С2, непосредственно примыкающая в результате инверсии к хромоцентру, имеет чаще всего нормальное строение непрерывного диска, в котором не наблюдается ослабления конъюгации хромонем. В этом сказывается специфика района нити веретена, о которой мы будем говорить ниже.

Как я уже писала (Прокофьева, 1937), хромомеры „инертных" районов D. melanogaster не отличимы по своему строению от хромомер „активных" районов; благодаря этому в целом ряде случаев как в линии white^{mt4}, так и в других линиях, описанных в настоящем исследовании, установление точек разломов, лежащих вблизи инертного района, требует очень напряженной работы.



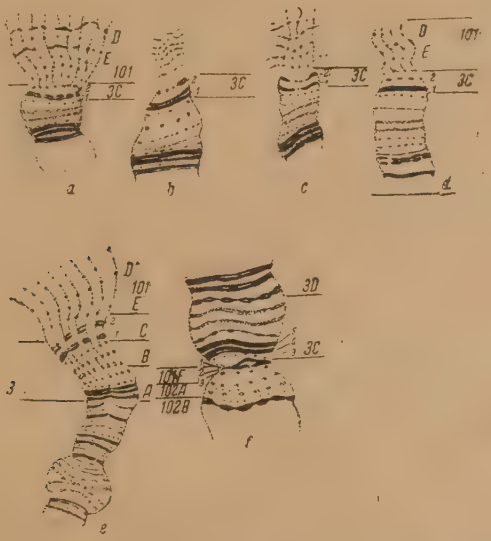
Фиг. 1 — w^{mt4}, гомозиготная самка: a-e) левый конец Х-хромосомы; f-h) правый конец Х-хромосомы; a—c) диск 3С2 имеет строение, сходное со строением инертного района, так как хромонемы в нем не конъюгируют между собою; f) правая часть диска 3С2 с геном white, приближенная к самой точке прикрепления нити веретена, иногда также имеет хромоцентральное строение; g, h) наиболее часто район нити веретена не влияет на конъюгационные свойства хромонем инвертированной части диска 3С2, вследствие чего этот диск имеет нормальное строение, хотя и расположен вблизи хромоцентра

Fig. 1. w^{mt4}, Homozygous females: a-e) left end of the X-chromosome; a-c) the disc 3C2 has a structure similar to that of the inert region, as its chromonemata does not conjugate with one another; f) the right part of the disc 3C2, containing the w gene, when approched to the very point of the spindle fibre attachment, assumes sometimes also a chromocentral structure (rare cases); g-h) more often the region of the spinde fibre attachment does not affect the conjugational properties of the chromonemata in the inverted part of the disc 3C2, due to what this disc has a normal structure in spite of its approximation to the chromocentre

Согласно данным Мэкенсена (Mackensen, 1935), в диске 3С2 лежит локус гена white. Генетический анализ линии w^{mt4} показывает, что левый разрыв в Х-хромосоме прошел слева от w. Так как диск 3С2 при этом оказывается разорванным, то можно предположить, что ген white лежит в правой части диска 3С2, приближенной в данной линии непосредственно к хромоцентру.

2. **white$^{mottled\ 5}$** (фиг. 2). Эта линия содержит транслокацию между Х и IV-хромосомами. В Х-хромосоме разрыв прошел правее white, а в IV—в инертном районе между генами eylles и bent. Цитологический

анализ этих разрывов дает следующую картину: левый конец Х-хромосомы соединяется с хромоцентром при помощи небольшого сегмента инертного района IV-хромосомы, состоящего из 4—5 хромомер. К инертному району прилегает непосредственно диск 3С2, который здесь представлен полностью, не обнаруживая заметных признаков разрыва. В некоторых случаях (фиг. 2, a, d) приближение этого диска к хромоцентру вызывает появление в нем резко окрашенной хромомерной структуры, причем этот эффект иногда распространяется и на расположенный левее диск 3С1 (фиг. 2, a, e). Разрыв в Х-хромосоме white^{mt5} прошел, повидимому, сразу за диском 3С2, не затронув его.



Фиг. 2. — w^{mt5}, гомозиготная самка: a-e) левый конец Х-хромосомы. Приближение диска 3С2 (с локусом white) к инертному району 101 DE (IV-хромосома) сопровождается в большинстве ядер сильным нарушением конъюгации хромонем в данном диске; f) правый конец Х-хромосомы

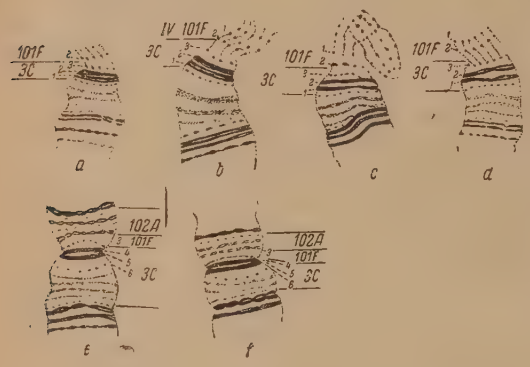
Fig. 2. — w^{mt5}, Homozygous females: a-e) left end of the X-chromosome. Approximation of the disc 3C2 (with the gene for w) to the inert region 101 DE (IV chromosome) is accompanied in the most nuclei by a great disturbance of conjugation of the chromonemata of the disc 3C2; f) right end of the X-chromosome

Цитологический анализ правого конца Х-хромосомы дает тот же результат (фиг. 2, c). В IV-хромосоме разрыв прошел в инертном районе справа от диска 101F1, принимая за правый проксимальный конец IV-хромосомы. Вслед за этими дисками, после характерного перехвата хромосомы в данном участке идет тонкий хромомерный диск 3С3 Х-хромосомы, повидимому, совершенно не затронутый разрывом.

Как я уже писала (Прокофьева, 1937), левый конец Х-хромосомы w^{mt5}, благодаря конъюгации района 1A123 с хромоцентром, свернут в кольцо.

3. white$^{mottled\ Med}$ (фиг. 3). Как и в предыдущей линии, в линии w$^{mt\ Med}$ имеется транслокация между Х и IV-хромосомами. В Х-хромосоме разрыв прошел правее white, а в IV-хромосоме — в инертном районе.

Цитологический анализ левого конца Х-хромосомы обнаруживает совершенно нормальное строение дисков 3С1 и 3С2. В этой линии они очень редко имеют хромомерное строение, типичное для структур, приближенных непосредственно к хромоцентру. Очевидно, разрыв прошел вдали от этих дисков. При внимательном исследовании можно обнаружить тонкий хромомерный диск 3С3, непосредственно прилегающий к инертному району IV хромосомы. Следовательно, разрыв в Х-хромосоме $w^{mt\ Med}$ прошел сразу за этим диском (фиг. 3 a, b, c, d).

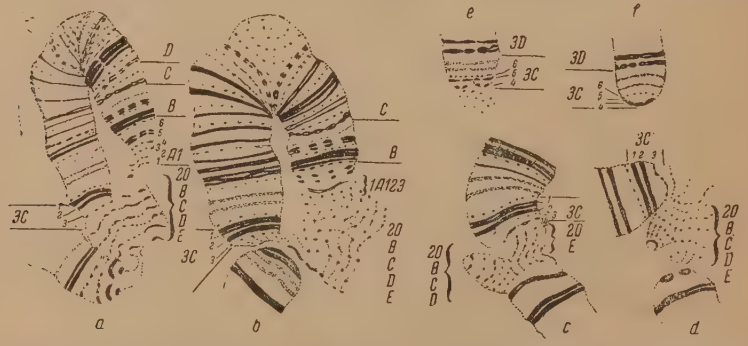


Фиг. 3. — $w^{mt\ Med}$, гомозиготная самка: a-d) приближение диска 3С3 к инертному району 101 EF (IV-хромосома) вызывает в нем ослабление конъюгации хромонем и появление способности в них окрашиваться ацеткармином и по Фейльгену. Левый конец Х-хромосомы; e-f) Правый конец Х-хромосомы

Fig. 3. — $wt^{mt\ Med}$. Homozygous females: a-d) approximation of the disc 3C3 to the inert region 101 EF (IV-chromosome) causes weakening of the conjugation of chromonemata in the former. Left end of the X-chromosome; e) right end of the X-chromosome

Исследование IV-хромосомы и правого конца Х-хромосомы показывает, что в IV-хромосоме разрыв прошел сразу за тонким хромиольным диском 101 F3, непосредственно перед диском инертного района 101 F2 (фиг. 3 e, f).

4. **roughest**[3] (фиг. 4). Х-хромосома этой линии содержит большую инверсию, левый разрыв которой прошел правее white и правый — правее bobbed, непосредственно около точки прикрепления нити веретена.



Фиг. 4 — rst^3 гомозиготная самка: a-d) левый конец Х-хромосомы. Части инертного района 20BCDE проявляют тенденцию конъюгировать между собою, вследствие чего образуется складка; e-f) в приближенном непосредственно к точке прикрепления нити веретена участке 3С45 ослабление конъюгации хромонем не наблюдается

Fig. 4. — rst^3. Homozygous females: a-d) left end of the X-chromosome. Parts of the inert region 20BCDE show a tendency to conjugate with one onother, forming a folded-structure; e-f) in the region 3C45 approached to the very point of spindle fibre attachment no weakening of chromonemata conjugation is observed

Цитологический анализ левого конца обнаруживает картину, очень сходную с наблюдаемой в случае с $w^{mt\ Med}$, т. е. нормальное строение дисков 3С1, 3С2 и 3С3. Однако в ряде случаев за диском 3С3, перед инертным районом, можно было обнаружить тонкий сплошной диск,

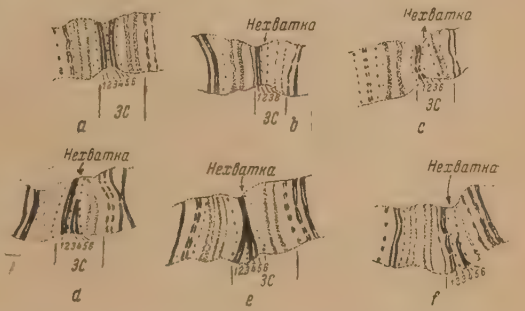
который может быть лишь левой частью диска 3С4. Нарушенная конъюгация хромонем инертного района, приближенного инверсией к локусу white, вызывает расхождение хромонем в этом диске, и поэтому в некоторых ядрах он представлен отдельными хромиолями, не отличимыми от хромиоль инертного района. Диски 3С1 и 3С2 вблизи хромоцентра иногда расслаиваются и тогда можно видеть их строения из 2—3 отдельных тонких дисков.

На правом конце Х-хромосомы rst^3 можно видеть нормальный диск 3С5 и значительно более тонкий диск 3С4, непосредственно прилегающий к хромоцентру и иногда сливающийся с диском 3С5 (фиг. 4 e, f). Повидимому, у нити веретена остается очень небольшое количество хромомер (2—3), так как правый конец Х-хромосомы часто отрывается от хромоцентра и свободно лежит в ядре, часто начинаясь диском 3С4. Таким образом, левый разрыв в Х-хромосоме rst^3 прошел, повидимому, или в самой левой части диска 3С4 или непосредственно перед ним, там же, **где прошел разрыв в $w^{mt\,Med}$.**

Несмотря на близость инертного района 20CDE (справа от bobbed), расхождение хромонем в активном участке 3С2-3 наблюдается в значительно более слабой степени, чем это можно было бы предполагать. Одновременно с этим в инертном районе 20BCDE наблюдается необычная конъюгация его участков между собою, благодаря которой в инертном районе образуется складка.

Фиг. 4а представляет собою наиболее часто наблюдаемую в линии rst^3 картину строения локуса white (неразошедшиеся хромонемы) и инертного района 20BCDE. На этих особенностях поведения Х-хромосомы rst^3 мы остановимся в обсуждении.

5. **roughest**^{2} (фиг. 5). Исследование строения района гена white (3С12345) у самцов линии rst^2 и сравнение его со строением этого района у нормальных самцов обнаружило нехватку двух резких, хорошо красящихся дисков. Поскольку, как я уже упоминала выше, группа дисков 3С1, 3С2



Фиг. 5 — a) строение района локуса white у нормального самца: b-c) строение района локуса white у самцов rst^3 (наблюдается нехватка по районам 3С45); d-f) гетерозиготная самка

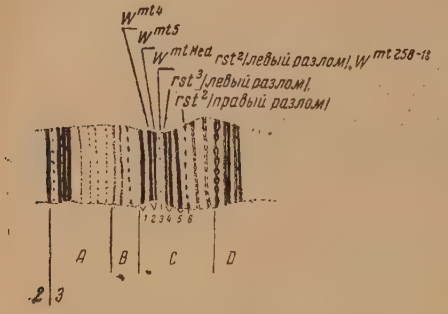
Fig. 5. — a) Structure of the w locus in normal males; b-c) structure of the w locus in rst^2 males (a deficiency for the region 3C45 is to be observed); d-f) heterozygous females

и 3С3 имеет сходное строение с дисками 3С4, 3С5 и 3С6, то для выяснения природы обнаруженной нехватки были исследованы самки, гетерозиготные по данной нехватке. Строение района white у этих самок ясно показывает гаплоидное состояние участка С4, С5, зависящее от нехватки этих дисков в Х-хромосоме rst^2 (фиг. 5 e, f). Таким образом, эффект rst^2, повидимому, связан с выпадением небольшого участка Х-хромосомы, расположенного правее района гена white и имеющего строение, сходное со строением последнего.

Обсуждение

Как видно из настоящего исследования, для возникновения признака „mottled" отнюдь не является необходимым разрыв Х-хромосомы в определенной точке, расположенной вблизи локуса white. На фиг. 6 приве-

дена схема строения исследованного района, на которой нанесены все шесть изученных разрывов. Как видно из фигуры, все шесть разрывов прошли в различных точках исследованного района, будучи отделены друг от друга очень незначительными, но цитологически вполне различимыми участками хромосомы. Три из этих разрывов вызывают признак mottled.



Фиг. 6. — Схема разрывов в районе локуса w (положение разрыва в $w^{mt^{258-18}}$ согласно Демерецу и Слизинской 1938)
Fig. 6. — Scheme of breaks in the region of the white locus (the position of the break in the $w^{mt^{258-18}}$ according to Demerec and Slizynska, 1938)

В этом мои данные расходятся с данными Сахарова (Сахаров, 1936), полученными им при цитологическом исследовании нескольких, правда иных, чем исследованные мною, линий (w^{mtD_1}, w^{mtD_3}, w^{mtM_6} w^{mtDG_1}, w^{mtDV_4N}). В пяти изученных им случаях он обнаружил разломы в одном и том же участке Х-хромосомы (3В). Хотя я и допускаю возможность, что некоторые из разломов прошли случайно в одном и том же месте хромосомы, как, например, мы имеем в линиях $w^{mt\,Med}$ и левый разлом в rst^2, все же это совпадение разрывов отнюдь не является характерным для изменения локуса white, вызывающего признак mottled. Основной причиной возникновения данного изменения, как и других мозаичных признаков, является безусловно приближение соответствующего локуса к инертному району. Шульц в своем исследовании явлений мозаичности (Morgan T. H.. Bridges C. B., Jack Schultz, 1936) пришел к заключению, что мозаичность есть результат выпадения маленького участка хромосомы, расположенного благодаря какой-либо аберрации непосредственно вблизи гетерохроматинового района. Проведенный им цитологический анализ действительно обнаружил в ядрах клеток слюнных желез в ряде случаев утерю частей хромосомы. В линиях мозаичных по white и split-Noch он нашел, наряду с ядрами, содержащими полный хромосомный набор ядра, в которых у Х-хромосом был утерян весь участок, содержащий Noch. В некоторых ядрах он наблюдал утерю участка Х-хромосомы, содержащего 18 дисков (от 3В3 до 3Е1).

В исследованных мною линиях я не наблюдала ни одного достоверного случая утери участка Х-хромосомы, приближенного к инертному району IV-хромосомы, и через него, — к инертным районам всех хромосом. Отдельные случаи, которые можно было бы истолковать, как отсутствие дисков 3С1, 2, 3 или 3С1, 2, — при ближайшем рассмотрении всегда оказывались зависящими или от ослабления конъюгации между хромонемами в этих участках, вызванного приближением данного района к хромоцентру, благодаря чему этот район трудно было отличить от инертного района, или же этот район случайно оказывался прикрытым общей массой инертных районов других хромосом. Поэтому вообще факты утери участков хромосом, расположенных вблизи гетерохроматиновых районов, представляются мне весьма сомнительными, хотя, может быть, такая утеря и удовлетворительно объясняет возникновение мозаичности. Я полагаю, что как в исследованных нами случаях так называемых „простых разрывов", где во всех исследованных ядрах, казалось бы, утерянный дистальный участок

активного района был обнаружен (Прокофьева, 1938), так и в случаях мозаицизма мы имеем дело со сложным явлением эффекта положения, огромную и еще мало выясненную роль в котором играют „инертные" участки хромосом. Предварительные данные показывают, что локусы инертного района нельзя рассматривать, как общую не дифференцированную массу „гетерохромомер". Среди локусов инертных районов намечается определенная дифференциация, и различные участки инертных районов, обладая, повидимому, различными свойствами, вызывают разнообразие в проявлениях „эффекта положения".

Приближение любого участка хромосомы к хромоцентральному району вызывает в данном участке хромосомы следующие цитологически различимые изменения. Расхождение гомологичных хромонем на проксимальном конце хромосомы под влиянием сил притяжения к хромонемам негомологичных хромосом, распространяясь от самых проксимальных хромомер на ближайшие участки, захватывает и данный приближенный к хромоцентру участок хромосомы. Хромонемы в этом участке расходятся. Расхождение хромонем в районе дисков активного участка вызывает распад последних на отдельные хромомеры, благодаря чему дискоидальное строение в данном участке нарушается, и он приобретает типичную хромоцентральную структуру. Длина участка, затронутого этой перестройкой внутренней структуры, сильно вариирует в ядрах клеток слюнных желез даже одного индивидуума. Так, в линии sc^8 расхождение хромонем в проксимальном участке 20BCF может в одних ядрах вызвать расхождение хромонем лишь в самом ближайшем участке 1B2, в других же вызвать появление хромоцентральной структуры во всем правом конце Х-хромосомы вплоть до района 2B. Об этом я подробно писала в одной из предыдущих работ, где приведены и соответствующие фигуры (Прокофьева, 1937). Такая же вариация в длине участка Х-хромосомы, принявшего хромоцентральную структуру вблизи локуса white, наблюдается в различной степени и в линиях w^{mt4}, w^{mt5}, $w^{mt\,Med}$ и rst^3.

Расхождение хромонем, вызванное приближением хромоцентрального района, сопровождается изменением их химических свойств. Отдельные пучки хромонем, невидимые обычно в хромосоме, когда они идут сплошным тесным пучком, или различимые в ней лишь благодаря большей, по сравнению с матриксом, способности преломлять свет—при расхождении их вблизи хромоцентра, начинают краситься ацеткармином и потому становятся хорошо заметными уже как окрашенные продольные нити хромосомы. Окрашиваемость хромонем распространяется от хромоцентральных хромомер через все хромомеры вплоть до района, где конъюгация гомологичных хромонем внутри данной хромосомы не нарушена.

Длина данного участка хромосомы с окрашенными хромонемами вариирует от ядра к ядру, будучи обусловленной длиной района хромосомы, в котором нарушена конъюгация хромонем. Сейчас трудно говорить, какое из этих двух явлений, — расхождение хромонем или изменение их химических свойств, — является первичным. Но весьма возможно, что появление в хромонемах вблизи хромоцентральных районов красящихся ацеткармином веществ является, наряду с силами притяжения проксимальных точек негомологичных хромосом, одним из факторов, ослабляющих конъюгационные свойства хромонем, так как окрашенные хромонемы наблюдаются лишь в участках хромосом с пониженной конъюгацией хромонем, имеющих поэтому нарушенное дискоидальное строение.

Применение метода Фейльгена обнаружило во всех случаях отсутствия конъюгации между хромонемами присутствие в них тимонуклеиновой кислоты (см. также Morgan, Bridges, Schultz, 1937). Ею, повидимому, вызывается и окрашиваемость хромонем ацеткармином.

Не все участки проксимального инертного района Х-хромосомы оказывают одинаковое влияние на поведение хромонем приближенного к ним активного участка. Этим свойством в наиболее сильной степени обладает

участок инертного района, расположенный между локусом bb и районом прикрепления нити веретена. Как я уже писала (Прокофьева, 1937), этот район обладает тенденцией конъюгировать с гомологичным ему инертным районом 101EF IV-хромосомы. В изученных линиях w^{mt5} и $w^{mt\,Med}$ локус white (3C2) был приближен к инертному району 101EF (IV-хромосома), в то время как в rst^3 к инертному району 20DE (справа от гена bobbed), и в обоих этих случаях цитологический эффект был одинаков — ослабление конъюгации хромонем в приближенном активном районе. Приближение же локуса white к самой проксимальной точке инертного района — непосредственно к району нити веретена — не вызывает ослабления конъюгации хромонем в районе локуса white, и диск 3C2, как правило, остается представленным непрерывной хроматиновой структурой. Подобную картину мы наблюдаем в w^{mt4} (фиг. 1), где в результате инверсии, левый разрыв которой прошел слева от white (в диске 3C2), а правый в районе нити веретена, часть диска 3C2 с локусом white оказалась расположенной непосредственно около нити веретена. То же наблюдается и для правого конца X-хромосомы rst^3, где активный район 3C4-5 приближен непосредственно к району нити веретена (фиг. 4). Столь же, повидимому, слабо отражается на конъюгационных свойствах хромонем активного района приближение его к инертному району, расположенному слева от bobbed, как это выяснилось из исследовнния так называемых „простых“ разрывов в X-хромосоме sc^8 (Прокофьева, 1939).

Следует иметь в виду, что приближение какого-либо участка хромосомы к нити веретена той же, или при транслокации, другой хромосомы одновременно вводит данный район в сферу влияния всех инертных районов, расположенных вблизи и внутри хромоцентра и конъюгирующих между собою в определенных точках. Характер взаимодействия всех этих участков между собою будет в каждом данном ядре случайным, зависящим от случайного расположения этих районов. А поэтому не исключена возможность, что и характер проявления данного, приближенного к „инертным“ районам, гена будет вариировать в различных клетках, вызывая признак mottled. Расстояние данного локуса от „инертного“ района будет играть, конечно, огромную роль.

Итак, в приближенном к хромоцентру участке будут происходить следующие изменения:

1. Расхождение гомологичных хромонем.
2. Появление в хромонемах тимонуклеиновой кислоты.
3. Конъюгация непосредственно прилежащего к данному активному участку инертного района с инертными районами проксимальных и дистальных концов различных хромосом и взаимодействие с ними в процессе конъюгации.

Для того, чтобы выяснить, какие же из этих процессов являются, прежде всего, ответственными за возникновение мозаицизма, необходима большая дальнейшая цитогенетическая работа. Однако ясно, что описанные изменения, претерпеваемые хромосомами вблизи инертных районов, могут вызывать резкие изменения признаков, контролируемых генами, расположенными в приближенном к хромоцентру активном участке хромосомы.

Особый интерес представляет исследованный нами случай rst^2. Данные по нехватке в X-хромосоме этой линии, так же как и по обнаруженной в локусе white инверсии в линии rst^3, опубликованные Эмменсом (Emmens, 1937), я имела возможность прочитать лишь по окончании экспериментальной части настоящей работы. Основные результаты исследований в обоих случаях у нас совпадают, хотя есть различия в деталях. Так, согласно данным, полученным мною, тонкий хромиольный диск 3C3 не входит в состав нехватки, тогда как Эмменс включает его в нехватку вместе с дисками 3C4 и 3C5. Левая граница инверсии rst^3, по Эмменсу,

проходит между дисками 3C2 и 3C3, тогда как мои данные локализуют ее справа от диска 3C3 или даже в левой части диска 3C4. Как было показано, Х-хромосома rst^2 содержит нехватку 2-х дисков, имеющих сходное строение с соседним районом, причем самцы с этой нехваткой жизнеспособны. На основании этого факта, так же как и некоторых генетических соображений, Меллер высказал предположение о наличии в районе white естественной дупликации. Наши цитологические данные делают это предположение весьма вероятным. Район 3C4-C5-C6 является повторением в том же порядке расположенного непосредственно рядом с ним района 3C1-3C2-3C3, совершенно подобно тому, что мы наблюдаем в локусе Bar.

Точки разломов в Х-хромосоме $w^{mt\,Med}$ и левого разлома в rst^2 совпадают между собою (между 3C3 и 3C4). Левый разлом в Х-хромосоме rst^3 лежит, повидимому, немного правее в левой части диска 3C4.

Соображения Эмменса (Emmens, 1937) относительно возможности присутствия в локусе white инертного участка кажутся мне весьма вероятными, так как, согласно моим еще неопубликованным и опубликованным данным (Прокофьева 1937, 1938), инертные районы находятся в различных частях Х-хромосомы.

Попутно я хочу остановить внимание на конфигурации инертного района хромосомы rst^3, заключенного в результате инверсии между активными участками (фиг. 4). Инертный район 20B234CDE в данной линии, как правило, образует складку, благодаря чему возникает тетраплоидная структура. Причиной ее возникновения является конъюгация некоторых локусов инертного района между собою. Как я уже писала (Прокофьева, 1937), районы, расположенные слева и справа от bobbed (20CD1), содержат, возможно, несколько гомологических локусов (дупликации), конъюгацией которых и объясняется конфигурация инертного района 20BCDE хромосомы rst^3. В инертном районе нормальной Х-хромосомы такой структуры не возникает, так как расположенный проксимальнее район 20F — район прикрепления нити веретена — обладает сильной тенденцией притягиваться к хромоцентру, удерживая соседний с ним район 20E, содержащий повидимому, локусы, гомологичные некоторым локусам района 20B2, 3, 4.

Повидимому, описанная тесная конъюгация хромонем в инертном районе 20BCDE и является причиной столь часто наблюдаемой нормальной конъюгации хромонем в районе w линии rst^3, несмотря на близость инертного района. Большой интерес представило бы сопоставление этих данных с данными генетическими относительно мозаичности по локусу white в линии rst^3.

В результате настоящего исследования я считаю возможным высказать предположение, что изменение в проявлении генов в определенных клетках (мозаицизм), изменение конъюгационных свойств хромонем и появление в хромонемах тимонуклеиновой кислоты — эти три явления тесно связаны между собою, и они или являются функциями одно другого или же все вместе зависят от каких-то общих факторов.

Институт генетики
Академия Наук СССР

20. XII. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

Прокофьева-Бельговская А. А., К вопросу о строении хромосом в слюнных железах Drosophila melanogaster, Изв. Ак. Наук СССР, Биол. сер., 2, 1937.

Прокофьева-Бельговская А. А., Инертные районы на дистальных концах хромосом Drosophila melanogaster, Изв. Ак. Наук СССР, Биол. сер., 4, 1937.

Прокофьева-Бельговская А. А., Инертный район в субтерминальной части Х-хромосомы D. melanogaster, Изв. Ак. Наук СССР, Биол. сер. 1, 1938.

Сахаров Б. Б., Признак mottled (W^{mt}) у Drosophila, как следствие „эффекта положения", Биол. журн., т. V, 2, 1936.
Bauer H, Structure and arrangement of salivary gland chromosomes in Drosophila species, Proc. Nat. Ac. Sci., v. 22, 4, 1936.
Demerec M. and Slizynska H., Mottled-white 258—18 of Drosophila melanogaster, Genetics, v. 22, 6, 1937.
Emmens C. W., Salivary gland cytology of roughest^3 inversion and reinversion and roughest^3, Journ. of Genet., v. XXXIV, 1, 1937.
Heitz E. Über α-und β-heterochromatin sowie Konstanz und Bau der Chromomeren bei Drosophila, Biolog. Zentr.-blatt, B. 54, H. 11/12, 1934.
Mackensen Otto, Locating genes on salivary Chromosomes, Journ. of Hered., v. 26, 4, 1935.
Morgan T. H., C. B. Bridges and J. Schultz, Report of investigations on the constitution of the germinal material in relation to heredity, Carn. Inst. Year-Book, 35, 1936.
Prokofyeva-Belgovskaya A. A., Observations on the structure of chromosomes in the salivary glands of Drosophila melanogaster, Bull. de l'Ac. Sci. de L'URSS, Série biologique, 2, 1937.
Prokofyeva-Belgovskaya A. A., Inert regions in the distal ends of chromosomes of Drosophila melanogaster, Bull. de l'Ac. Sci. de L'URSS, Série biologique, 4, 1937.
Prokofyeva-Belgovskaya A. A., Inert region in the subterminal part of the X-chromosome of Drosophila melanogaster, Bull. de l'Ac. Sci. de L'URSS, Série biologique 1, 1938.
Sacharov V. V., The character mottled (w^{mt}) in Drosophila as a result of the „position effect", Biol. Journ., v. V, 2, 1936.
Schultz Jack., Variegation in Drosophila and the inert chromosome regions, Proc. Nat. Ac. Sci., V, 22, 1, 1936.

A. PROKOFYEVA-BELGOVSKAYA. CYTOLOGICAL STUDY OF THE BREAKS AT THE WHITE LOCUS OF THE X-CHROMOSOME OF DROSOPHILA MELANOGASTER

SUMMARY

As the present investigation shows, for mottled to occur it is not necessary that the X-chromosome break at a definite point near the white locus. Fig. 6 shows the scheme of structure as the region examined, all six breaks studied being indicated. As may be seen from the drawing all six breaks occurred in different points of the region under investigation and are separated from each other by very slight though cytologically quite distinguishable portions of the chromonemata. Three of these breaks produce mottled.

My data on this point disagree with Sacharov's results (Sacharov, 1936) in his cytological investigation of several somewhat different stocks of mottled (w^{mtD_1}, w^{mtD_3} w^{mtDG_1}, w^{mtDv^4} n). In five of his cases he found breaks occurring in the same section of the X-chromosome (3B). While I admit that the points of some of the breaks coulld occasionaly coincide, still such coincidence is certainly not typical for the changes in the white locus which produce mottled. The chief cause of these changes as well as of changes causing other mosaic characters is undoubtedly the approach of the locus in question to an inert region. Schultz's investigations (Morgan, Bridges, Schultz, 1936) led him to the conclusion that mosaicism results from the loss of a small portion of a chromosome which due to some aberration, is located directly adjacent to a heterochromatic region. In a number of cases cytological examination of salivary gland cell nuclei revealed that portions of chromosomes actually had been lost. In stock mosaic for white and split-Notch he found some nuclei containing the full number of chromosomes and others in which the whole Notch portion had been lost. In several nuclei a section of the X-chromosome containing 18 discs (from 3B3 to 3B1) had been lost.

In my stocks I found not a single authentic case of deletion of a section of the X-chromosome close to the inert region of chromosome four and through it to the inert regions of all the chromosomes. The few cases which might have been interpreted as absence of discs 3C1,2 on further examination always turned out to be either the result of weakness of conjugation between chromonemata in these sections, due to this region's nearness to the chromocenter and the resultant difficulty of distinguishing it from the inert

region, or else this region accidentally happened to be covered by the inert regions of other chromosomes. I doubt very much whether sections of chromosomes located near heterochromatic regions are ever lost, even though such loss might satisfactorily explain the origin of mosaicism. In both so called „simple breaks" (Prokofyeva, 1938), where we found the apparently lost distal section of the active region to be present in practically all nuclei examined, as well as in cases of mosaicism, we are dealing with position effects in which the inert sections of chromosomes play an extremely important and as yet little understood rôle. Preliminary data suggests that loci of inert region should not be referred as an undifferentiated mass of heterochromomeres. The various loci in the inert regions show definite differentiation; they apparently have different properties as they produce a variety of position effects.

When any section of the chromosome approaches to the chromocentral region, the following cytologically distinguishable changes occur in that section. Due to forces of attraction, homologous chromonemata at the proximal end of the chromosome diverge toward the chromonemata of nonhomologous chromosomes, beginning with the most proximal chromomeres in the adjacent sections, and including also the particular section of chromosome which has approached the chromocenter. The chromonemata along this section disjoin. Disjunction of chromonemata in a portion of the active region causes the latter's discs to disintegrate into separate chromomeres. As a result the discoidal structure in this section is disturbed and typical chromocentral structure replaces it. The length of section over which such structural reorganization occurs varies greatly even in salivary gland cell nuclei of the same individual. Thus in stock sc^8 divergence of chromonemata in the proximal section 20DEF may in some nuclei cause disjunction of chromonemata only in adjacent section 1B2, in others give rise to chromocentral structure in the entire right end of the X-chromosome as far as bulb (1,2B). I discussed this in detail in an earlier paper in which the corresponding diagrams were included (Prokofyeva, 1937). Similar variation in the length of the X-chromosome section taking on chromocentral structure in the neighbourhood of the white locus was observed in stocks w^{m^4}, w^{m^8} and w^{mMed}.

Disjunction of chromonemata due to the approach of the chromocentral region is accompanied by a change in their chemical properties. As a result individual chromonemata ordinarily invisible in the chromosome due to their compact bundle arrangement or distinguishable only because they have a higher index of refraction than the matrix, now begin to stain and become well-defined long threads of chromonemata. The thymonucleic acid appears in the chromonemata of the chromosome section from the chromocentral chromomeres up to the region where conjugation of homologous chromonemata within the chromosome has not been disturbed.

The length of the chromosome section with stained chromonemata varies with each nucleus depending on the length of chromosome portion in which chromonemata conjugation is disturbed. As yet it is difficult to say which of these two phenomena-disjunction of the chromonemata or appearance of thymonucleic acid — is primary. Very probably the appearence of thymonucleic acid in chromonemata near chromocentral regions is a factor which, together with the force of attraction of the proximal points of non-homologous chromosomes, weakens the conjugational properties of the chromonemata, since stained chromonemata are observed only in sections of chromosomes with decreased conjugation of chromonemata and consequently disturbed discoid structure.

Feulgen's reaction shows now the presence of thymonucleic acid in the chromonemata (See also Morgan, Bridges and Schultz, 1936).

Different parts of the proximal inert region of the X-chromosome exert different influence on the behavior of chromonemata of the active sections approached to them. The strongest effect has a section of the inert region

lying between the bb locus and the region of the spindle fibre attachment. As I have already pointed out (Prokofyeva-Belgowskaya, 1937), this region has a tendency to conjugate with the inert region 101EF (of the IV chromosome), which is probably homologous to it. In stocks w^{mt5} and w^{mtMed} which have been investigated, the locus of w (3C2) was approached to the inert region 101EF (of the IV chromosome), while in the stock rst^3 — to the inert region 20E (to the right of the bb gene) and in both cases the cytological effect was the same — weakening of conjugation of the chromonemata in the neighbourlying active section. On the other hand, when the w locus is approached to the most proximal point of the inert region and lies in the immediate proximity to the region of the spindle fibre attachement, the conjugation of chromonemata in the w region is not disturbed and the disc 3C2 is as a rule represented by an uninterrupted chromatic structure. Such a picture is seen in w^{m4} (fig. 1) where an inversion in which the left break took place to the left of w (in the disc 32) and the right one in the spindle fibre attachment region, approached a part of the disc 3C2 to the very point of the spindle fibre attachment. The same condition we have in the case of the right end of the rst^3 chromosome, where the active section 3C45 is closely approached to the region of the spindle fibre attachment of the X-chromosome (fig. 4). Apparently the disturbance of conjugation of chromonemata is similarly weak when the section of the active region is approached to the part of the inert one lying to the left of bb. This was established when studying the cytology of the so called „simple breaks" in the $scute^8$ chromosome.

It should be noted that the approach of any section of chromosome to the spindle thread of the same or, as in translocation, any other chromosome, automatically brings this section under the sphere of influence of all inert regions located near and within the chromocenter and conjugating among themselves at definite points. The interactions of all these sections are haphazard, depending on whatever location they happen to have. Therefore the possibility is not excluded that the type of expression of the particular gene close to the inert region will vary in each cell, resulting in mottling. Of course the distance of the given locus from the inert region plays a rôle of primary importance. Thus we can state the occurence of the following changes in the section of a chromosome approached to the chromocenter:

1. Disjunction of homologous chromonemata.
2. Their penetration by thymonucleic acid.
3. Conjugation of the inert region directly adjacent to the given active section with inert regions of the proximal and distal ends of various chromosomes and interaction with them in the process of conjugation.

Which of these processes is primarily responsible for mosaicism can be determined only by much further cytogenetical investigation. It is clear however that the changes undergone by chromosomes near inert regions must greatly affect the characters controlled by genes located in the chromosome portion close to the chromocenter.

A case of rst^2 examined by us presents particular interest. Emmens' (Emmens, 1937) data on deficiency in the X-chromosome of this line and inversion in the white locus of rst^3 stock was seen only after the experimental portion of the present work had been completed. In the main the results of both investigations agree, although differing in details. For instance, according to my data, the faint chromiole disc 3C3 does not belong to the deficiency, while Emmens includes it there along with discs 3C4 and 3C5. According to Emmens, the left border of the rst^3 inversion lies between discs 3C2 and 3C3, whereas my data localizes it to the right of disc 3C3 or even in the left portion of disc 3C4. As has been shown, the X-chromosome of rst^2 has a deficiency of two discs of structure similar to the adjacent regions, males having this deficiency being viable. This, taken together with

several considerations of genetical nature, led Professor Muller to suggest the presence of natural duplication in the region of white. Our cytological data strongly support Professor Muller's suggestion. Region 3C4, C5, C6 repeats in exactly the same order region 3C1—3C2—3C3, located directly adjacently, as in the case of the Bar locus.

The breakage points in X-chromosome w^{mMed} and the left break in rst^2 are identical (between 3C3 and 3C4). The left break in X-chromosome rst^3 appears to be located a little more to the right in the left portion of disc 3C4.

Emmens' idea (Emmens, 1937) that there may be an inert section in the white locus seems very likely, as according to my data, both published (Prokofyeva, 1937, 1938) and unpublished, there are inert regions in various sections of the X-chromosome.

Mention should be made in passing of the configuration of the inert region of the rst^3 chromosome, included between active sections following inversion (Fig. 4). Inert region 20BCDE as a rule in the given stock forms a fold due to which tetraploid structure arises. Apparently this results from the conjugation of several loci in the inert region. As reported earlier (Prokofyeva, 1937), the regions to the left and right of bobbed (20CD1) apparently contain several homologous loci (duplications) whose conjugation explains the configuration of inert region 20BCDE of the rst^3 chromosome. In the inert region of a normal X-chromosome no such structure arises, since region 20F lying proximally — the region of spindle fiber attachment — shows a strong attraction toward the chromocenter and drawn with it the adjacent region 20E which apparently contains loci homologous for several loci region 20B.

Probably this closeness of chromonemata conjugation in the inert region 20BCD must be regarded as the cause of a normal conjugation of chromonemata in the white region of the rst^3 chromosome, where such conjugation is so often observed in spite of the proximity of the inert region. Very interesting is a consideration of these data in relation to the mosaicism for white in the rst^3.

The result of the present investigation allow us to suggest, that change of gene manifestation taking place in some cells, change of conjugational capacity of chromonemata and appearance of the thymonucleic acid in the latter, are three closely related phenomena being either function of one another or of some more general controlling factor.

Using the terminology of Bauer (Bauer, 1936) or Heitz (Heitz, 1935) to describe the behavior of the chromonemata examined in the white locus near the inert regions, we would have had to introduce the terms of compact and loose, or α-and β-heterochromatin. However I see no reason whatever to regard these elements as special cytological structures. Compact heterochromatin represents the portion of the chromosome located directly adjacent to the chromocentral region. In that portion the chromonemata are just beginning to diverge, though the process is not as sharply defined as in the chromocenter. Compact heterochromatin represents the portion of chromosome where normal conjugation of homologous chromonemata begins to be disturbed. Such structure may be induced in any part of the chromosome. In the cases here examined, conjugation of chromonemata may sometimes involve the entire section of 3BC. Loose heterochromatin, on the other hand, represents the chromocentral portion of every chromosome whose chromonemata have entered into association with the chromonemata of non-homologous chromosomes; the disc structure of this portion of the chromosome, therefore, is greatly disturbed.

Material for this investigation was received from Professor Muller, I therefore take the occasion to express to him my sincere thanks.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук **Classe des sciences biologiques**

А. К. АЛЕКСЕЕВ

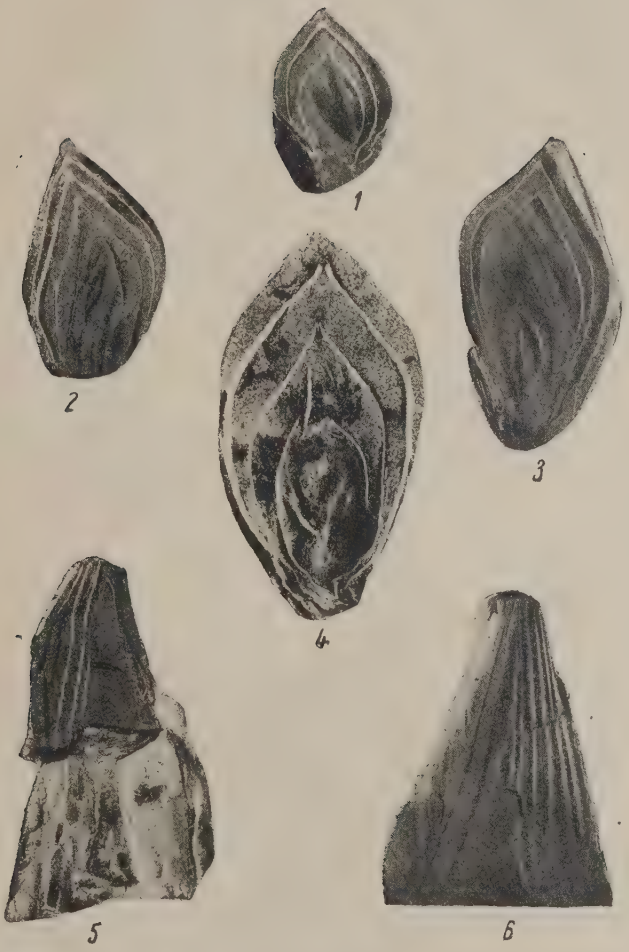
К РАЗВИТИЮ *PINNA LEBEDEVI* ALEX. ИЗ ПАЛЕОГЕНА СЕВЕРНОГО ПРИАРАЛЬЯ

(Представлено академиком **А. А. Борисяком**)

Среди палеогеновых отложений Северного Приаралья на возвышенностях Терменбес и Бос-бье, вблизи железнодорожной станции Саксаульской, мною была найдена прослойка, состоящая из серовáтой глины, переполненная раковинами пинн. Эта прослойка, повидимому, представляла банку на дне верхнеэоценового моря, усеянную створками упомянутого моллюска. *Pinna* принадлежит к совершенно оригинальному новому виду, который я описал в монографии, посвященной изучению палеогеновой фауны моллюсков из Северного Приаралья [1] и назвал *Pinna lebedevi* n. sp. в память погибшего на Бос-бье во время работ профессора В. Б. Лебедева. Это равностворчатая раковина, состоящая из двух одинаковых створок клиновидной формы, которые имеют приостренные сходящиеся макушки и прямые передний и задний края. В нижней части раковина изгибается под углом, образуя заметный киль, идущий параллельно нижнему краю. Внизу створки соединяются. Таким образом, этот вид можно отнести к типу пинн, на заднем конце незияющих, т. е. к тем, у которых створки замкнуты (фиг. 1,2).

Фиг. 1. *Pinna lebedevi* Alex. Правая створка снаружи. Бос-бье. Казахстан. Нат. величина.
Фиг. 2. То же. Вид обеих сомкнутых створок сбоку. 1/5 нат. величины.

Таблица 1.



1—3. Pinna lebedevi Alex. Поперечный разрез через створки. Бос-бье. Казахстан. Нат. величина. *4.* То же. Шлиф. Нат. величина. *5.* То же. Продольный разрез от макушек к нижнему краю. *6.* То же. Вид наружной поверхности с скульптурой на ней. $^4/_5$ нат. величины.

По своему строению раковина не представляет ничего особенного и состоит из наружного призматического и внутреннего перламутрового слоев, а на поверхности несет небольшие ребрышки, характерные для этого вида моллюсков.

Рассматривая отдельные раковины и их разломы в поперечном и продольном направлениях, легко заметить чрезвычайно своеобразное и любопытное явление. В каждой паре сомкнутых створок, на некотором расстоянии от поверхности находится вторая пара створок, меньших размеров, принадлежащих новому индивидууму, включенному в первый; последний их облекает наподобие футляра. Далее, внутри второго экземпляра находится третий, еще меньших размеров и, наконец, четвертый совсем маленький экземпляр. Раковины каждого индивидуума имеют нормальное строение, т. е. состоят из призматического и перламутрового слоев.

Расстояние между раковинами каждого индивидуума остается одно и то же, и раковины нигде не соприкасаются одна с другой. Это хорошо видно на табл. 1, фиг. *1—4*. Точно так же и в том месте, где находятся макушки, створки не соприкасаются (табл. 1, фиг. *5*).

Просматривая пинн из других отложений, можно обнаружить такое же явление и в других местах. Так, пинны, присланные мне М. Е. Мельник из бучакских отложений Приднепровья, имеют аналогичное строение, но количество внутренних особей не везде одинаково; между тем у пинн из палеогена Приаралья мы наблюдаем всегда одно и то же количество содержащихся внутри индивидуумов. Всегда внутри наружной раковины находятся еще три новых раковины. Это концентрическое скопление раковин совершенно оригинально, и нигде в литературе мне не удалось найти упоминания и объяснения аналогичного явления. Крупные специалисты-палеонтологи, к которым мне пришлось обращаться, также отмечали этот факт, как совершенно новый, впервые встречаемый.

Случаи, несколько напоминающие это явление, встречаются и в настоящее время. Нередко на морском берегу, особенно после бури и сильного прибоя, можно наблюдать выброшенные на берег полураскрытые створки различных пелеципод, у которых связка еще продолжает существовать и соединяет обе створки. Мне приходилось наблюдать скопление соединенных связкой створок *Mytilus*, вложенных действием волн прибоя одна в другую, из которых наружные облекают внутренние створки наподобие футляра.

Но эти явления лишь отчасти напоминают то, что мы видим у пинн. Створки раковин вложены одна в другую чисто механически после смерти моллюска, причем величина створок здесь не имеет никакого значения. Не то мы наблюдаем у пинн. У последних величина створок уменьшается пропорционально снаружи внутрь, створки расположены концентрически и ориентированы одна относительно другой симметрично, сохраняя между собой параллельность. Те створки, которые находятся внутри, принадлежат более молодому индивидууму, нежели створки, облекающие их снаружи.

Пинны обыкновенно живут на илистом дне в тихих бухтах, где они устилают дно на глубине нескольких метров, располагаясь рядом одна около другой. Здесь пинны постепенно развивались и размножались. Описанное выше явление можно объяснить следующим образом. Молодые личинки пинн продолжали жить и развиваться, как у некоторых моллюсков, внутри раковины матери, прикрепляясь биссусом к ее жабрам. При дальнейшем развитии личинки постепенно покидали свое жилище, но одна из них могла оставаться и после смерти матери внутри раковины, увеличиваясь до известных размеров, после чего вновь родившееся животное умирало и на смену ему появлялся и развивался новый индивидуум — и так далее.

Но можно допустить и другое толкование этого явления, более правдо-

подобное. На дне моря, наряду с живыми организмами, несомненно существовали также и пустые створки, лишенные уже остатков живого организма. В такую створку могла проникнуть одна из личинок пинны и развиться внутри ее. После смерти этой второй особи получалась уже двойная пара створок, вложенных одна в другую. Таким же образом в такой двойной паре створок поселялась третья личинка. Развившись и умерев, она давала уже тройную пару створок. То же самое могло повторяться еще раз, и тогда получалась четверная пара створок. Очевидно, что на дне водоема, наряду с одинарными створками, могли существовать двойные, тройные и четверные створки, в которых жили уже два, три или четыре поколения пинн. Очевидно также, что развитие взрослого животного останавливалось на некоторой стадии роста, которая заканчивалась под влиянием угнетения окружающей оболочки, т. е. на-

Фиг. 3 Гнездо пинн. Уменьшено.

ружной раковины. Очевидно также, что небольшие размеры внутренней четвертой раковины не представляли благоприятных условий для дальнейшего существования и развития следующих поколений пинн. Плохая сохранность четвертого экземпляра, который нередко представлен поврежденными раковинами и ее обломками, можно объяснить свойствами самой раковины, которая у молодых особей была весьма тонкая и очень хрупкая.

Таковы возможные объяснения этого совместного нахождения четырех пар створок раковин пинн, включенных одна в другую.

В обширных коллекциях Зоологического ин-та Академии Наук СССР мною было просмотрено большое количество пинн как из Средиземного моря, так и из Тихого океана, также была просмотрена доступная мне литература, и нигде мне не пришлось видеть аналогичного явления. Изучение образа жизни и развития современных пинн, вероятно, могло бы пролить свет на этот чрезвычайно интересный факт, но, к сожалению, в просмотренной литературе имеются только очень краткие сведения общего характера, которые нисколько не помогают объяснить описанное явление.

До сих пор я имею только одно объяснение, высказанное в письме ко мне Л. Ш. Давиташвили, который допускает, что после смерти пинны „полости раковины освобождаются для новой особи, так как такая удобная квартира при значительной густоте населения долго пустовать

не может". Другими словами, Л. Ш. Давиташвили высказывает свои соображения, согласующиеся со вторым вариантом моего объяснения.

В прослойке с пиннами, где створки пинн лежат в слое горизонтально, мною было найдено также „гнездо" пинн, в котором раковины были расположены макушками, направленными вверх (фиг. 3). Очевидно, здесь мы имеем дело с отмершими моллюсками, так как при жизни раковины ориентированы всегда макушками вниз. Так, в учебнике палеонтологии О. Абеля ([2], стр. 143) изображена *Pinna squamosa*, которая при жизни роговыми нитями своего биссуса прикреплялась к песчаному дну Адриатического моря, причем конец, на котором расположены макушки, погружен в песок почти до половины длины раковины. Положение пинн в найденном мною штуфе с обращенными вверх макушками можно объяснить тем, что при процессах посмертного разложения тела пинн образующиеся газы скоплялись у макушки и поднимали ее кверху; в этом положении раковина оставалась, будучи засыпаема отлагающимися на дне моря осадками. Таким образом, мне кажется, что объяснение положения пинн в слое с обращенными вверх макушками затруднений не вызывает.

ЛИТЕРАТУРА

[1]. Алексеев А. К., Палеогеновая фауна моллюсков Северного Приаралья (рукопись).
[2]. Abel O., Lehrbuch der Paläozoologie, Zweite Auflage, 1924.

A. K. AEXEIEV

SUR LE DÉVELOPPEMENT DE *PINNA LEBEDEVI* ALEX. DE L'ÉOCÈNE SUPÉRIEUR

RÉSUMÉ

Dans les dépôts de l'éocène supérieur du mont Bos-bje, situé non loin de la station du chemin de fer Saksaoulskaja, se trouve une couche avec une grande quantité de coquilles du mollusque *Pinna lebedevi* Alex. Elles formaient une banc au fond de la mer. A l'intérieur de chaque coquille il y a trois valves, qui se trouvent à une certaine distance de la coquille extérieure. La structure de chaque coquille est prismatique à l'extérieur et nacrée à l'intérieur. La larve de la coquille *Pinna*, étant attachée au corps de la mère, pouvait se développer dans la coquile. Après la mort de la mère un nouvel individu occupait sa place dans la coquille et y continuait son développement. Cela se répétait quatre fois.

On peut aussi admettre une autre interprétation, qui me semble être plus probable. Sur la banc de sable, où habitaient les *Pinna*, on trouve en grande quantité les coquilles, ne contenant plus de mollusques. La larve pénétrait dans ces coquilles et y passait son développement. Après sa mort, il y avait déjà deux valves placées l'une dans l'autre. Cela se répétait encore deux fois et en résultat il y avait quatre coquilles placées l'une dans l'autre. La petite dimension de la dernière (quatrième) coquille ne présentait pas de conditions favorables pour l'existence d'une nouvelle larve: on ne rencontre pas plus de quatre coquilles, l'une placée dans l'autre.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук **Classe des sciences biologiques**

Р. Ф. ГЕККЕР

ЛЕПЕРДИЦИЯ ИЗ СРЕДНЕГО ДЕВОНА ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ*

(Представлено академиком **А. А. Борисяком**)

1. Средний девон по р. Тосне

Толща отложений среднего девона, развитая в северо-западной части Ленинградской области, распадается, как известно, на серию мергелей и на покрывающую последнюю значительно более мощную толщу песков (наровские и, выше, лужские и оредежские слои Д. Обручева, [11]).

Основными органическими остатками в отложениях среднего девона являются рыбы из групп: Placodermi (Arthrodira, Antiarchi), Crossopterygii, Dipnoi, Ostracodermi (Heterostraci: Psammosteidae и др.); они встречаются, главным образом, в песках; некоторые формы рыб найдены и в мергелях. Кроме того, из мергелей уже давно была известна очень бедная фауна беспозвоночных в составе одной филлоподы (*Estheria membranacea* Pacht) и одной беззамковой брахиоподы (*Lingula bicarinata* Kut.). К этим формам присоединяются еще мелкие остатки водорослей — трохилиски. Указанными названиями и исчерпывался весь список окаменелостей, бывших известными из мергельного основания девона до 1923 г. Потому весьма неожиданной явилась находка остатков еще других беспозвоночных, сделанная в этом году в среднедевонских мергелях на р. Тосне. Здесь студентами Географического института, работавшими под руководством В. А. Миронова, были найдены в серых трохилисковых мергелях [8] остатки довольно крупных ракообразных; они оказались принадлежащими роду *Leperditia*; кроме того, автором этих строк при дальнейших поисках были обнаружены также и другие, более мелкие остракоды.

Таким образом, скудная фауна девонских мергелей обогатилась новой группой беспозвоночных. Она также была представлена небогато, но все же несколько расширила представление о характере бассейна, в котором отлагались известково-глинистые илы, и о составе его населения. Впоследствии (в 1927 г.) Е. М. Люткевичем во время съемки в районе Гдовского округа в мергелях был собран значительный материал по филлоподам, позволивший выделить еще 4 вида из рода *Estheria*, а также установить новый род *Praeleaia* с 2 видами ([9], [10]). Дополнительные сборы окаменелостей на р. Тосне, произведенные автором этих строк в 1924 г. и в последующие годы совместно с И. Н. Гладциным В. А. Елизаровским и студентами-географами, дали значительный материал по тосненской *Leperditia*. Кроме того, здесь были получены также некоторые новые данные относительно характера разреза основания девона.

Девон по р. Тосне обнажен очень плохо. Первые сведения о его выходах помещены в статье М. М. Тетяева ([12], стр. 50). Здесь выше Гертовского моста (д. Гертово), после ухода под уровень реки доломитизированных известняков и доломитов ортоцератитового яруса, на котором разрез нижнего силура кончается, берега Тосны становятся низкими;

* Эта статья была начата в 1924 г.; она была закончена лишь в 1934 г. в связи с проведением обработки всей фауны из девонских отложений Ленинградской области.

вследствие этого девон выше по реке может наблюдаться лишь в незначительных, разрозненных выходах около самой воды. Контакт силура с девоном наблюдался лишь в одном низком выходе на левом берегу, немногим выше д. Гертово: здесь на сизовато-сером силурийском доломите лежит подобного же цвета глина, покрываемая слоем мергеля палевого цвета с красными крапинками. Выше по реке имеются выходы уже лишь одного мергеля (повидимому, нередко доломитового) сперва плитчатого, а выше по течению более толстослоистого и плотного, с раковистым изломом. На поверхностях некоторых кусков плитчатого мергеля наблюдались псевдоморфозы по кристаллам каменной соли.

Вся фауна была встречена в одном более значительном выходе мергелей, расположенном в наиболее удаленной от д. Гертово точке (в 1—1.5 км от нее), у хутора на левом берегу Тосны; здесь берег размывается более усиленно, ввиду наличия у реки крутого поворота. Кроме лепердиций и других мелких остракод, а также трохилисков, здесь были встречены разрозненные чешуйки *Osteolepis*, зуб *Dipterus* и другие ближе неопределимые остатки рыб.

При поисках окаменелостей были также обнаружены тонкие удлиненные известковые образования, являвшие подобие стебельков или корешков, а также круговые образования ,облеченные тонкою известковою пленкою: повидимому, как те, так и другие явления не обладают органическою природою, а связаны с заполнением трещин в породе.

Остатки растений (трохилисков) и животных в мергеле распределены не равномерно, а встречаются на определенных уровнях его. Есть прослойки, очень богатые трохилисками, в других трохилиски попадаются реже; прослойки с остракодами обогащены трохилисками. Лепердиции наблюдались лишь на одном определенном (более высоком) уровне.

Описанный выше характер контакта между силуром и девоном имеет, повидимому, в районе р. Тосны не повсеместное значение. Дело в том, что в русле Тосны, как выше, так и ниже Гертовского моста (т. е. как раз вблизи контакта силура с девоном), встречаются крупные гальки и небольшие валуны своеобразной конгломератовой породы, состоящей из окатанных кусков светлого, сероватого и зеленоватого известняка и мелкозернистого песчаника, сцементированных светлосерым известковистым песком, в который включены сильно окатанные более крупные кварцевые песчинки. Порода эта очень плотна и изредка содержит в виде включений силурийские окаменелости: были найдены монтикулипоры (?) и одна раковина брахиоподы (из Orthidae?). Этот конгломерат напоминает контактовую породу между силуром и девоном, наблюдаемую в других, смежных с Тосною, разрезах Ленинградской области, а именно на р. Сяси, по р. Волхову и по рч. Поповке: сходными являются как петрографический состав этой породы, так и содержание в ней переотложенных силурийских окаменелостей (ср. Сясь и Волхов) *.

Единственным аргументом против допущения принадлежности описываемого конгломерата контакту силура с девоном на р. Тосне является

---

* Автором этих строк первоначально приписывался силурийский возраст этому слою в разрезе р. Волхова, названному им „галько-песчаным“ [2] по двум причинам: 1) переход силурийского известняка C_1 в известняковую породу с кварцевыми песчинками имел под д. Вельсы и на противоположном, левом берегу р. Волхова вид очень постепенного перехода и 2) незадолго перед тем [14] и одновременно с нами [15] (стр. 30) М. Э. Янишевский отнес сходную контактовую породу, венчающую разрез силура, а именно низы эхиносферитового яруса (C_1) на речке Поповке, также к силуру, каковое мнение изменил лишь впоследствии ([16], стр. 673 и [17], стр. 30). Пользуемся также случаем указать на то, что галько-песчаный слой на р. Волхове, относимый нами сейчас к среднему девону (см. карту в [7], а также [3] и [5]), не заключает верхнедевонских рыб, как ошибочно указано в работе Д. В. Обручева [11], но остатки рыб встречаются лишь на сильно изрытой верхней поверхности этого слоя и принадлежат уже верхнедевонским рыхлым глинисто-песчаным отложениям, залегающим выше ([3], стр. 84). О составе и распространении среднедевонского базального конгломератового слоя в последнее время писали также Б. П. Асаткин и Л. А. Черейский ([1], [13]).

сильная окатанность его кусков при его большой твердости. В связи с этим можно допустить, что если подобный контактовый слой развит не по самой р. Тосне, то поблизости от нее, откуда был принесен и в пути окатан ледником.

2. Описание лепердиций *

Тосненские остракоды представляют типичных лепердиций. Им присущи все основные родовые признаки *Leperditia* Rouault (1851 г.) **, как-то: прямой замочный край, заход брюшного края правой створки на левую, глазной бугорок и мускульное пятно.

Все остатки принадлежат одной форме, относящейся к 1-й морфологической группе, выделенной среди силурийских лепердиций Е. М. Глебовской [6], т. е. к группе, объединяющей в себе более или менее плоские формы с наибольшей выпуклостью раковины, расположенной посредине ее.

Раковина гладкая, блестящая, толстостворчатая, с поверхностью, густо покрытою очень мелкими углублениями (порами ?); на некоторых экземплярах, например, №№ 6 и 10, ближе к краям раковины на месте пор развиты такие же мелкие бугорки.

Величина раковины средняя или для лепердиций даже ниже средней. Максимальные наблюдавшиеся размеры (для наибольшей длины раковины) — 7.4 мм, минимальные — 3.6 мм; средние размеры равны 5.5 мм. Соотношение основных размеров раковины внутри вида несколько меняется, что видно из прилагаемой таблицы: это может быть связано как с изменениями формы раковины в связи с ее ростом, так и с индивидуальной изменчивостью и, в некоторых случаях, с посмертною деформациею створок.

№	L***	l	H-H_2	H_1	$\frac{H}{l}$	$\frac{L}{H}$	Примечание
1	7.4	4	4.7	4	1.17	1.57	лев. створка
2	6.8	3.8	4.3	3.8	1.14	1.58	прав. „
3	6.2	3.7	4	3.7	1.08	1.55	лев. „
4	6	3.3	3.7	3.3	1.12	1.62	„ „
5	5.8	3.1	3.5	3.1	1.16	1.65	прав. створка деформирована в направлении H
6	5.6	3	3.3	2.7	1.10	1.69	лев. створка
7	5.3	3	3.5	3	1.16	1.51	„ „
8	4.3	2.4	3	2.7	1.25	1.43	„ „
9	3.6	2	2	1.7	1	1.80	прав. „

Из цифровых данных видно, что замочный край раковины сравнительно очень короток: отношение $\frac{H}{l}$ лишь немногим больше единицы (за исключением самой маленькой раковины, которая, ввиду большей тонкости ее створки, быть может, несколько сжата). Величины H и H_2 равны, т. е. наибольшая высота раковины находится под задним концом замоч-

* Материал состоит из 10 цельных или почти совершенно цельных створок и значительного количества обломков.

** Нам представляется небезынтересным отметить следующий случай из истории изучения лепердиций, показывающий чрезмерную „добросовестность" некоторых палеонтологов. Несмотря на то, что автор рода *Leperditia*, Marie Rouault, обстоятельно поясняет в своей работе, что название нового рода он устанавливает в честь прежнего старшины портных, а затем городского головы г. Ренны (в Бретани), — в работах американских палеонтологов Miller ([34]) и A. W. Grabau ([20]) мы находим более „глубокое" истолкование этого названия, а именно произведение его от греческих слов ἡ λεπίς — раковина и διττός — двойной.

*** Обозначение букв: L — наибольшая длина раковины (расстояние между наиболее выдающимися частями заднего и переднего краев), l — длина замочного края, H — наибольшая высота, H_1 — передняя высота, H_2 — задняя высота.

ного края, а H_1 равна 1 (за исключением мелких экземпляров), следовательно $\frac{H}{l} = \frac{H_2}{H_1}$. Отношение $\frac{L}{l} > \frac{L}{H} > \frac{H}{l}$. Раковина несколько перекошена кзади и в этом направлении оттянута книзу. Задний край раковины обычно выдается за замочный край сильнее, чем передний, степень выступания этих краев у различных экземпляров различна. Оба края округлены и плавно переходят в брюшной край; при этом наиболее выдающаяся часть заднего края приближена к брюшному краю, а наиболее выдающаяся часть переднего края, наоборот, приближена к замочному краю. В связи с различным выступанием переднего и заднего краев раковины несколько различны величины углов, которые они образуют с замочным краем: угол впереди несколько больше, чем сзади, в общем же они близки к 45°. Около замочного края на заднем краю раковины наблюдается слабая выемка, несколько подчеркивающая выступание смежного с ней угла раковины (ушка).

На обеих створках имеется краевая кайма: она отчетливо выражена в замочной области раковины, где около переднего и заднего концов замочного края образуются как бы ушки узкой треугольной формы, резко отграниченные от основной части раковины. Отсюда кайма направляется к брюшному краю вдоль переднего и заднего краев раковины; она отчетливо видима до середины высоты этих краев, далее затухает и лишь на более крупных экземплярах она прослеживается в очень слабо выраженном виде вплоть до брюшного края раковины и даже вдоль него. Ширина каймы на экземпляре № 1 уже 0.5 мм. В углах раковины около концов замочного края наблюдаются небольшие утолщения (мозоли). Хорошо выражено захождение брюшного края правой створки на левую, вернее захождение внутренней каймы (загиба) левой створки под правую створку. Смычная линия створок на брюшном крае раковины плавно изогнута и своею выпуклостью обращена в сторону левой створки (табл. 1, фиг. 5). Брюшной край правой створки несколько закруглен (образует короткий спад к левой створке). Смычная линия на левой створке резко обозначена узким низким валиком, отделяющим основную часть створки от ее загиба. Этот валик переходит на передний и задний края створки, образуя здесь ее края, резко отграниченные бороздою от узкой полоски загиба, тянущейся в виде внутренней каймы (несколько меняющейся ширины) вплоть до замочного края створки. У концов замочного края эта кайма сходит на-нет. В брюшной области загиб левой створки расширен (его ширина на экземпляре № 3—0.9 мм), и его контур образует здесь в сторону правой створки лишь несколько больший выгиб, чем в сторону левой створки. Благодаря такому строению брюшного, переднего и заднего краев спинной створки, у закрытой раковины получалось очень плотное смыкание ее створок. Замочный же край (наблюдался на левой створке экземпляра № 3) усажен с его внутренней стороны очень частыми и мелкими зубчиками, которые, повидимому, заходили между такими же зубцами противоположной створки и образовывали замок (типа замка таксодонтных пелециподо*).

У описываемой лепердиции имеется на обеих створках хорошо выраженный, выдающийся маленький глазок: он насажен на более широком, также выдающемся основании, так наз. „подглазничном пятне“. Термин „пятно“, по крайней мере для описываемого вида, не является удачным, так как мы здесь имеем не столько красочное явление, сколько образование, выраженное в рельефе раковины — возвышение. Подглазничное воз-

* Замок таксодонтного строения обнаружен у лепердиций лишь совсем недавно; ввиду малых размеров зубцов и недостаточной препаровки образцов он раньше ускользал от внимания палеонтологов. На основании этой особенности Kegel [31] первоначально даже выделил новый подрод лепердиций — *Herrmannella*. Затем подобный же зубчатый замок он нашел у целого ряда лепердиций; возможно, что он присутствует у всех видов и является характерною особенностью рода *Leperditia*.

вышение не всегда резко отграничено от прилегающих к нему частей поверхности створки; оно имеет округлые очертания, иногда со слабою вытянутостью и намеком на приострение в сторону брюшного края (например, на экземпляре № 6). Подобная форма возвышения приближает его к ромбической. Лишь на одном экземпляре (№ 10) наблюдается отличная картина — подглазничное возвышение ограничено с брюшной стороны изгибающимся валиком, оканчивающимся со стороны борозды отчетливым маленьким бугорком. На наиболее крупном экземпляре *Leperditia* (№ 1) возвышение имеет в диаметре 1.3 мм; на светлых экземплярах створок оно обладает более темной окраской в части, обращенной к брюшному краю раковины. За глазным бугорком на обеих створках располагается борозда, которая выражена очень резко и представляет характерную особенность данного вида. Она расположена немного ближе середины раковины (в переднем и заднем направлении). Борозда обычно не продолжается много ниже подглазничного возвышения и наиболее глубока непосредственно за ним, по направлению к брюшному краю створки она быстро слепо заканчивается. В противоположном направлении — к замочному краю — борозда выполаживается и притом расширяется раструбом, сливаясь к концам замочного края с треугольными расширениями краевой каймы.

У основания борозды, примерно на середине раковины, располагается центральное мускульное пятно округлых очертаний, несколько вытянутое в высоту; иногда пятно несколько сказывается в рельефе раковины. Размеры пятна равны у экземпляра № 2—1 мм, у экземпляра № 4—0.9 мм; оно особенно отчетливо выступает благодаря более темному цвету на этих светлоокрашенных экземплярах лепердиций (табл. 1, фиг. 2 и 3). Мелкие поры, наблюдаемые на поверхности створок, на пятне отсутствуют. Кроме центрального пятна, на створках наблюдается еще переднее пятно, расположенное между глазным бугорком с его возвышением и передним углом замочного края раковины. Это пятно всегда выражено менее резко, чем центральное, и обычно представляет слабую приплюснутость на поверхности раковины. На светлоокрашенных экземплярах раковин переднее пятно особой окраской почти не выделяется (табл. I, фиг. 6).

Перечисленные особенности тосненской лепердиции, в особенности наличие глубокой борозды, отличают ее от всех известных видов этого рода. При наличии некоторых общих черт с другими описанными лепердициями (например, с *Leperditia keyserlingi* F. S. *Lep. hisingeri* F. S., *Lep. grandis* Schrenck и *Lep. canadensis*), остальные признаки различествуют.

Новый вид лепердиции из среднего девона (наровских слоев) Ленинградской области мы называем *Leperditia geographica* n. sp. по Географическому институту, который организацией летней учебной станции на р. Тосне поставил всестороннее изучение Тосненского района и тем самым способствовал открытию лепердиций. Кроме того, эта находка имеет известное значение для восстановления палеогеографии среднего девона на территории Главного девонского поля. Лепердиции являлись в основе морскими формами, как в силурийский период, так, в значительной степени, и в конце существования группы — в карбоне; имеются указания, что некоторые формы лепердиций встречены не в чисто морских осадках. О последнем свидетельствует и наша *Leperditia geographica*, о чем можно судить по сопровождающей ее скудной флоре и фауне, не встречающейся в морских отложениях верхнего девона на той же территории. Бассейн был ненормально соленым, но все же морским, связанным с более открытым морем (Б. Асаткин [1] и Р. Геккер [4], стр. 365 и [5]) и не представлял озера (Д. Обручев [11], стр. 409).

В 1935 г., после написания этой статьи и ее использования М. А. Баталиной для монографии „Остракоды Главного девонского поля“ *, была

* Печатается в девонском томе „Палеонтологии СССР“ (Изд. Академии Наук СССР), посвященном фауне беспозвоночных Главного девонского поля.

Фиг. 1. Наиболее крупная левая створка *Leperditia geographica* n. sp. (№ 1) в трохилисковом мергеле. Общий вид. Голотип. № 1746/1. × 4.

Fig. 1. *Leperditia geographica* n. sp. Largest left valve (№ 1) in trochilisk marl. Holotype. № 1746/1. × 4.

Фиг. 2. Левая створка (№ 4). На более светлом фоне видны темное центральное мускульное пятно и темная окраска глазного возвышения. Аллотип. № 1746/4. × 4.

Fig. 2. Left valve (№ 4). Dark central muscular scar and ocular eminence visible on lighter colored background. Allotype. № 1746/4. × 4.

Фиг. 3. Правая створка (№ 2). Отчетливо видно темное центральное мускульное пятно. Аллотип. № 1746/5. × 4.

Fig. 3. Right valve (№ 2). Dark central muscular scar distinctly visible. Allotype. № 1746/5. × 4.

Фиг. 4. Вид левой створки (№ 3), с замочного края. Аллотип. № 1746/6. × 3.5.

Fig. 4. Left valve (№ 3) seen from hinge line. Allotype. № 1746/6. × 3.5.

Фиг. 5. Вид той же створки (№ 3) с брюшного края. Обнажен загиб створки, отделенный валиком от ее наружной поверхности. × 3. 5.

Fig. 5. Same valve from ventral margin. The fold of the valve is exposed, separated by the ridge from the external surface. × 3. 5.

Фиг. 6. Рисунок левой створки. Общий вид. × 10.

Fig. 6. Sketch of left valve. × 10.

Фиг. 7. Рисунок той же створки со стороны заднего края. × 10.

Fig. 7. Sketch of same valve seen from the posterior margin. × 10.

получена работа A. Öpik „Ostracoda from the Old Red Sandstone of Tartu, Estonia" *. В ней А. Эпик описывает небольшую фауну остракод (4 рода — 7 видов), собранную в 1927 г. К. Орвику в среднедевонских известковистых и доломитовых песчаниках в обнажениях г. Тарту (Юрьев). Эти пески принадлежат к горизонту с *Homostius* и *Heterostius*, т. е. лужским слоям среднего девона (схемы Д. Обручева[11]) **. Остракодовая фауна из г. Тарту, кроме различных видов родов *Drepanella*, *Kloedenella* и *Pontocypris* (?), содержит также один вид *Leperditia*, получившей название *Leperditia tartuensis* A. Ö. Последняя форма весьма сходна с описанной нами *Leperditia geographica* n. sp., но не тождественна с ней. Отличительными признаками являются: 1) более округлые очертания всей раковины и, в особенности, брюшного края у эстонской формы; с этим связаны различия в соотношениях основных величин у обеих форм; 2) наличие у эстонской формы тонкого продолжения медиальной борозды в виде ломаной линии, снизу огибающей глазное возвышение; у ленинградской формы медиальная борозда оканчивается слепо и продолжения не имеет; 3) хорошее развите у *L. geographica* глазного бугра и мускульного пятна, что, согласно указаний Эпика, не свойственно *L. tartuensis* (возможно, что слабое развитие пятна у последней формы находится в связи с более плохой сохранностью эстонских образцов).

В остальном обе формы очень сходны. Для *L. tartuensis* Эпик точно также отмечает и хорошо изображает при сильном увеличении таксодонтный замок, состоящий из мелких зубков.

Сходство в строении обеих форм указывает на их тесные родственные связи. Они находятся в генетическом родстве: форма из наровских слоев ленинградского девона является несколько более древней формой, чем эстонская форма из лужских слоев. Формы по своему строению являются настолько близкими, что, быть может, правильнее было бы считать их не за отдельные виды, произошедшие один (*L. tartuensis*) от другого (*L. geographica*), а за две различные мутации одного и того же вида.

Относительно происхождения описываемой формы остракод Эпик выражается очень неопределенно: он говорит, что, по всей вероятности, она связана с проникновением морской трансгрессии на древнюю „красную сушу". Эта трансгрессия, по его мнению, может являться одним из предшественников более поздней крупной трансгрессии.

Нам представляется, что остракодовая фауна г. Тарту и слои, ее заключающие, тесно связаны с Наровскою лагуною, ее миром организмов и отложениями. Эта же лагуна возникла в результате первого захождения моря на силурийский континент в среднедевонскую эпоху. Что же касается крупной верхнедевонской трансгрессии на территорию Главного поля, то она имела место значительно позже; ее отложения отделены от наровских и низов лужских слоев мощною толщею песчаных осадков, совершенно лишенною признаков морской или лагунной фауны беспозвоночных. Поэтому рассматриваемые остракоды не могут иметь ничего общего с верхнедевонским бассейном и его населением на территории Главного поля.

Поступило
20. II. 1933.

Палеонтологический институт
Академия Наук СССР
Москва.

* Publ. of the Geolog. Instit. of the Univers. of Tartu, № 45, 1935.

** Знаменательным является тот факт, что и в низах лужских слоев на территории Ленинградской области найдены низшие раки, а именно *Estheria plicata* Lutk.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Асаткин Б. П. (при участии Л. А. Черейского). Древнейшие слои среднего девона Ленинградской области, Изв. Лен. Геол.-гидр.-геодез. треста, вып. 3, 1934 г.

[2] Геккер Р. Ф. и М. Э. Янишевский. Р. Волхов между Гостинополем и Старой Ладогой, Путевод. геолог. экскурс. I-го Всеросс. геолог. съезда, Пгрд 1922.

[3] Геккер Р. Ф., М. Ф. Филиппова и В. П. Бархатова, Отложения Главного девонского поля, I — IV, Труды Ленингр. Геол.-разв. треста, вып. 2, 1932.

[4] Геккер Р. Ф., К палеогеографии девона Русской платформы, Изв. Гос. Географич. общ-ва, т. LXVI, вып. 3, 1934.

[5] Геккер Р. Ф., Геология СССР, Ленинградская область, 4. Девонские отложения. (Рукопись).

[6] Глебовская Е., Силурийские остракоды СССР, (Рукопись).

[7] Карбонатные породы Ленинградской области, Северного края и Карельской АССР, вып. 7, Ленинградская область, каталог и карта 41-го листа, Изд. Сев.-Зап. геол.-разв. треста, 1932.

[8] Карпинский А. П., О некоторых новых данных об остатках организмов, признаваемых проблематическими, о делаемых относительно их и других ископаемых выводах и о научной критике, Ежегодн. Русск. Палеонтолог. общ-ва, т. VII, 1927 (1928).

[9] Люткевич Е. М., Силур и девон Северо-западной части Гдовского у. Ленинградской губ., Изв. Геол. ком., т. XLVII, № 5, 1928.

[10] Люткевич Е. М., Phyllopoda среднего девона Северо-западной области, Изв. Геол. Ком., т. XLVIII, № 5, 1929.

[11] Обручев Д. В., К стратиграфии среднего девона Ленинградской области, Зап. Всеросс. Минер. общ-ва, ч. LXII, вып. 2, 1933.

[12] Тетяев М. М., Геологический очерк окрестностей ст. Саблино, Ник. жел. дор., по рр. Тосно и Саблинка, Путеводитель геол. экскурсий I-го Всеросс. геолог. съезда, Пгрд 1922.

[13] Черейский Л. А., Нижние слои среднего девона Ленинградской области, Бюлл Моск. общ-ва исп. природы, отд. геологии, т. XII (4), 1934.

[14] Янишевский М. Э., Речка Поповка, как ключ к изучению геологического строения окрестностей Петрограда, Экскурсионное дело, I, 1921.

[15] Янишевский М. Э., Геологический очерк окрестностей Павловска, Путеводитель геолог. экскурсий I-го Всеросс. геолог. съезда, Пгрд 1922.

[16] Янишевский М. Э. Краткий предварительный отчет о геологических работах в 41 листе 10-ти верстной карты Европейск. России в 1923 г., Изв. Геол. Ком., 1924., т. XLIII, № 6.

[17] Янишевский М. Э., Геологическая карта окрестностей г. Ленинграда. Описание геол. строения окрестностей г. Слуцка, Труды В. Г. Р. О., вып. 126, 1932.

[18] Asatkin B. in ass. with L. Chereiski, The most ancient beds of the Lower Devonian of Leningrad Region, Bull. of the Leningr. Geol., Hydrogeol. a. Geodet. Trust, № 3, 1934.

[19] Glebovskaja E., Silurische Ostrakoden von USSR. (Manuskript).

[20] Grabau A. W., Geology and Paleontology of Eighteen Mile Creek and the Lake Shore Sections of Erie County, New-York, pt. II, Paleontology, Bull. of the Buffalo Soc. of Nat. Science VI, p. 306, 1899.

[21] Hecker R., Zur Paläogeographie des Devons der Russischen Tafel, Izvestia de la Soc. Russe de Géograph., vol. LXVI, t. 3, 1934.

[22] Hecker R., Geologie von USSR, Leningrader Gebiet, 4. Devonische Ablagerungen. (Manuskript).

[23] Hecker R. et M. Janichevski, Le fleuve Volkhov entre Gostinopolié et la Vieille Ladoga, Guide des excurs. géolog. du Congrès géol. russe, 1-re session, Petrograd 1922.

[24] Hecker R., M. Philippova and V. Barkhatova, Deposits of the Main Devonian Field, I — IV, Trans. of the Leningr. Geol. and Prosp. Trust, fasc. 2, 1932.

[25] Janichevski M. E., Der Fluss Popowka, als Schlüssel zur Erkennung des geologischen Baues der Umgebung von Petrograd, „Excursionswesen", № 1, 1921.

[26] Janichevski M. E., Esquisse géol. des environs de Pavlovsk, Guide des excur. géol. du Congrès géol. russe, I sess., Petrograd 1922.

[27] Janichevsky M. E., Compte-rendu préliminaire des recherches géol. exécut. en 1923 dans la rég. de la feuille 41 de la carte géol. de la Russie d'Europe, Bull. du Comité Géol., t. XLIII, № 6, 1924.

[28] Janichevsky M. E., Geological Map of the Environs of Leningrad, Sheet 1—57 (Slutsk), Trans. of the Unit. Geol. and Prosp. Service of U. S. S. R., fasc. 126, 1932.

[29] Karbonatgesteine des Leningrader Gebietes, des Nordgebietes und der Karelischen ASSR, Lief. 7, Leningrader Gebiet, Katalog und Karte, Blatt 41, Nord-West Geol. a. Prosp. Trust, 1932.

[30] Karpinsky A. On some new data concerning remains of organisms regarded as problematical, on the conclusions made in respect to these and to other fossils and on scientific criticism, Ann. de la Soc. Paléont. de Russie, t. VII, 1927 (1928).

[31] Kegel W. Zur Kenntnis paläozoischer Ostrakoden, 3, Leperditiae aus dem Mitteldevon Rhein. Schiefergebirges, Jahrb. d. Preuss. Geol. Landesanst., Bd. 53, 1932.

[32] Lutkewich E. M., The Silurian and Devonian of the North-Western part of the Gdov district, Government of Leningrad, Bull. du Comité Géol., t. XLVII, № 5, 1928.

[33] Lutkevich E. M., Phyllopoda from the Middle Devonian of the North-West Province, Bull. du Comité Géol., t. XLVIII, № 5, 1929.

[34] Miller S. A., North American Geology and Paleontology, 1889.

[34] Obrutschew D., Zur Stratigraphie des Mittleren Devons der Leningradprovinz. Mémoires de la Soc. Russe de Minéralogie, vol. LXII. livr. 2, 1933.
[36] Rouault M., Mémoire sur le terrain paléozoique des environs de Rennes. Bull. Soc. Géol. France, 2 sér., t. VIII, p. 377, 1850—51.
[37] Tetiaev M., Esquisse géologique des environs de Sablino (chemin de fer Nicolas) le long des rivières Tosna et Sablinka, Guide des excurs. géolog. du Congrès géol. russe, 1-re session, Petrograd 1922.
[38] Tschereisky L., Die unteren Schichten des mittleren Devons im Leningrader Gebiet, Bull. Soc. Nat. Moscou, S. géolog., т. XII (4), 1934.

R. HECKER. A *LEPERDITIA* FROM THE MIDDLE DEVONIAN OF THE LENINGRAD PROVINCE

1. The Middle Devonian deposits on the Tosna River

The Middle Devonian of the Leningrad Province contains abundant fossil fishes (for list of fossils and most recent stratigraphical division see D. Obrutshev [35]) but is poor in invertebrates. Two forms were known for a long time from the Lower marls, *Estheria membranacea* Pacht and *Lingula bicarinata* Kut. V. Mironov in 1923 found ostracods in Trochilisk marls [30] of the lower, Narova horizon, on the Tosna among them was a *Leperditia* and another small form of ostracods *.

The Narova beds are very poorly exposed on the Tosna ([37], p. 50), overlying the Orthoceratite horizon of the Ordovician and consisting of dolomitic marls with NaCl pseudomorphoses. In the locality where ostracods were found (1.5 km upstream of Bolshoe Gertovo) there are also encountered, besides small trochilisks, a few fossil fishes (*Osteolepis*, *Dipterus*). Trochilisks and ostracods are very abundant in some layers.

The *Leperditia* from their beginning (in the Silurian) till the end (in the Carboniferous) were typical marine forms, though some species are found also in not strictly marine deposits. The sparse fauna and flora as well as the dolomitic rocks, indicate that *Leperditia geographica* n. sp. inhabited a basin with abnormal salinity connected with sea (B. Asatkin[18] R. Hecker [21, 22]) and not a lake (D. Obrutshev [35]).

2. Description of *Leperditia*

Leperditia from the Tosna is a typical representative of this genus. Shell smooth, glossy, thick, covered with very small pits (pores ?); on some specimens, near the edges there are small tubercles instead of pits, shell of medium size, average length 5.5 mm. For dimensions see the table of page 234 (the fluctuations in the ratios are due to differences in age, to individual variability and to deformation of valves). They show that the hinge line is relatively very short, and the shell is highest opposite its posterior extremity, that $H_1 = 1$ and $\frac{L}{1} > \frac{L}{H} > \frac{H}{1}$. Shell somewhat deflected and drawn downward posteriorly. Posterior margin protrudes beyond the end of the hinge line farther than the anterior. Both margins convex gradually merging into the ventral margin. Angles formed by anterior and posterior margins with the hinge line are approximately 45°, the anterior one being somewhat greater. Near the end of the hinge line on the posterior margin of the shell, is a small notch. Both valves with a well developed border: it is quite distinct in the hinge region,

---

* In 1927 several other species of *Estheria* and two species of a new genus, *Praelcaia* Lutkevich, [32], [33], were found in Narova beds.

** Meaning of the letters: L — greatest length (between the most apexes of anterior and posterior edges); l — length of hinge line; H — maximum height; H_1 — anterior height; H_2 — posterior height.

where, near the anterior and posterior extremities of the hinge line, it forms triangular „ears" slightly thickened at the angles. From there the border extends along the anterior and posterior margins being distinct up to the middle height of the shell, where it disappears, being hardly distinguishable in largest specimens down to the ventral margin and even along that. Border narrow not reaching in largest specimen a width of 0.5 mm. The folding of the left valve under the right one well developed. It is separated by a narrow, low, curved ridge from the non overlapped part of the left valve. This ridge passes over on to the anterior and posterior margins of the valve, forming here its edges. These edges are sharply bounded by a furrow from the narrow stripe of the fold, which reaches, in the form of an internal border, clear to the posterior margin. In the ventral region, the fold is widened (in specimen № 3 its width is 0.9 mm) and forms on the side of the right valve a somewhat greater curve than on the left one (pl., fig. 5). The hinge line, on its inner side, has very small and closely set serrations forming a strong taxodont hinge like that of the pelecypods (cf. W. Kegel, 31). On both valves there is a distinct, small eye tubercle (diameter up to 1.3 mm) placed on an eminence; the latter occupies the place of the rhomboid spot, usually developed in *Leperditia*, represents only a protuberance and not a colored spot (however, on the more light-colored specimens, in the ventral part it is dark colored). This eminence is not always separated from the adjacent parts of the valve; it is rounded, rarely somewhat extended ventrally. Behind the eye tubercle there is situated a deep furrow — which is the characteristic feature of this species. The furrow is located somewhat nearer than the middle of the shell and is especially deep right behind the ocular eminence, where it comes to an abrupt blind termination. Toward the hinge line, the furrow becomes shallow, and widens, funnel fashion (pl. 1, fig. 4). At the blind ending of the furrow, approximately at the middle of each valve, is situated the central muscular scar; it is rounded, somewhat extended transversally. It attains 1 mm in diameter and is very distinct on light-colored specimens owing to its darker color (pl. 1, figs 2, 3). Besides the central scar, there is a less distinct anterior one in form of a slight depression on the surface of the shell between the ocular eminence and the anterior angle of the hinge line; its color is not different from that of the whole surface.

The described features, especially the presence of the deep furrow, distinguish *Leperditia geographica* n. sp. from all other known species.

After this paper was written, I received A. Öpik's „Ostracoda from the Old Red Sandstone of Tartu, Estonia" (Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu, № 45, 1935), where a small ostracod fauna from the Luga horizon of the Middle Devonian at Tartu is described. A new species, *Leperditia tartuensis* is very like *L. geographica* n. sp. The dictinguishing features are: 1) the more rounded outlines of the shell and especially of the ventral margin in *L. tartuensis*; 2) the presence in this forms of a narrow prolongation of the medial furrow in form of a broken line bounding the ocular eminence from below; 3) the well developed ocular eminence, and central muscular scar in *L. geographica*, which, according to Öpik, are absent in the Esthonian form. The two species are closely related. The Leningrad form is older (Narova beds), the Esthonian form younger (Luga beds). They might be considered as two mutations of one species.

Both the stratigraphical position and the character of our Leperditian fauna indicate that the ostracod fauna of the Middle Devonian red sandstones of Tartu is closely connected with the Narova Lagoon and not with the Upper Devonian, as presumed by Öpik. This lagoon originated during the first ingression of the Middle Devonian Sea, and its deposits are separated from those of the next Upper Devonian transgression by a thick series of continental sands. Consequently, the ostracods under consideration can have nothing in common with the Upper Devonian Sea and its inhabitants.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук **Classe des sciences biologiques**

Р. Ф. ГЕККЕР

PYRGOCYSTIS ИЗ НИЖНЕГО СИЛУРА ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

(Представлено академиком А. А. Борисяком)

Богатые палеонтологические коллекции А. Ф. Фольборта из нижнего силура окрестностей Ленинграда содержат большое число очень редких и ценных находок иглокожих. Эти старинные многолетние сборы остаются до сего времени недостаточно изученными и дают материал для новых открытий. Описываемые ниже новые формы иглокожих происходят из коллекций, хранящихся в Академии Наук СССР; после Фольборта подобные остатки никем больше находимы не были. Они относятся к вообще очень мало известному роду текоидей — *Pyrgocystis*, — установленному F. A. Bather в 1915 г. на основании материалов из Зап. Европы и Сев. Америки.

Всего в нашем распоряжении имеется 10 экз. из Пулкова и 1 экз. без более точного указания на местонахождение, возможно, оттуда же. Первые 10 экз. побывали у O. Jaekel, о чем свидетельствует написанная им этикетка, но были им возвращены в Академию Наук без определения, вместе с другими академическими материалами по иглокожим.

До сего времени род *Pyrgocystis* описывался из штата Миннезота США — *P. sardesoni* Bath. (Bather, 1915), из Шотландии — *P. grayae* Bath. (Bather, 1915), из Англии — *P. ansticei* Bath. (Bather, 1915), и с о. Готланда — *P. sulcata* Aurivillius, *P. procera* Aur. и *P. cylindrica* Aur. (Bather, 1915). Последние три формы были первоначально (Aurivillius, 1892) отнесены к усоногим рачкам и описаны под родовым названием *Scalpellum*. Все эти формы *Pyrgocystis* происходят из различных горизонтов нижнего (ордовик) и верхнего силура. Затем R. Ruedemann описал в 1925 г. одну форму — *Pyrgocystis batheri* — из верхнего силура (Ontarian) Нью-Йорка и R. Richter в 1930 г. — *Pyrgocystis octogona* из нижнего девона Рейнских Сланцевых гор. Из нижнего силура Ленинградской области и Эстонии ни упоминаний, ни описаний подобных форм до сего времени не имелось. Сейчас же мы можем добавить к богатым спискам фауны балтийского нижнего силура несколько видов текоидеи *Pyrgocystis*.

Эти формы вели сидячий образ жизни (прирастали), как и представители другого рода того же класса — *Cyathocystis*, — которые отсюда известны уже давно.

В качестве стратиграфического уровня, с которого происходят 10 экз. *Pyrgocystis*, на этикетке указаны верхи ортоцератитового известняка. Однако присутствие на некоторых из образцов зерен глауконита говорит за то, что часть из них, возможно бо́льшая, происходит из глауконитового яруса. Все образцы были заключены в известняке.

Глауконитовый и ортоцератитовый горизонты — это как-раз тот уровень, на котором в американском ордовике была встречена *Pyrgocystis sardesoni* Bather (см. Bather, 1915, стр. 7); остальные известные из литературы формы являются более молодыми.

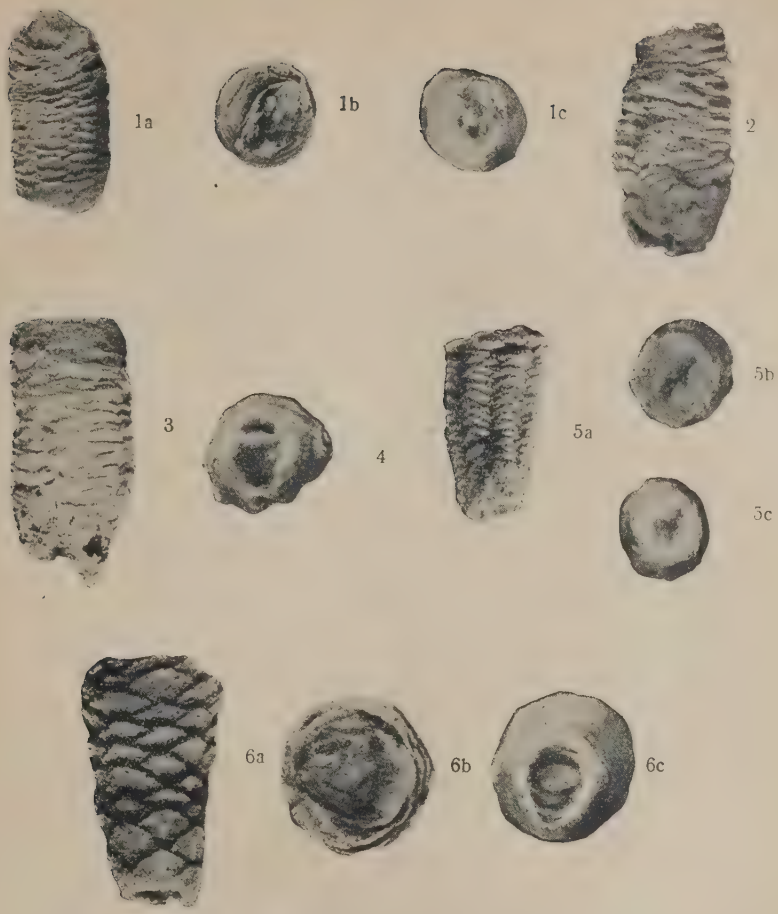
В нашем материале могут быть выделены три различные формы, которым я даю названия *Pyrgocystis volborthi*, *P. gracilis* и *P. pulkovi*.

Прежде чем перейти к описанию этих форм и к их сравнению с уже известными видами, укажем принципы классификации *Pyrgocystis*. В подавляющем большинстве случаев (исключение составляют *P. sardesoni* и *P. grayae*) сохраняется только башенкообразный скелет чашечки без ротового поля. Этот скелет образуют чешуйчато расположенные таблички, на особенностях которых и на общей форме чашечки и приходится основывать классификацию остатков. Учитывать приходится отношение диаметра или диаметров башенки к ее высоте, число поперечных рядов табличек и число табличек в каждом из них, число продольных рядов — столбиков табличек, которые, вследствие чередования табличек смежных поперечных рядов, — часто вдвое больше числа табличек в одном поперечном ряду, форму табличек, в особенности форму их выступающего края и степень налегания их друг на друга (величину обнаженной части), наклон табличек в разных частях башенки и характер их поверхности.

Различение отдельных видов рода *Pyrgocystis* при накоплении материала по ним представляется делом нелегким ввиду того, что та часть скелета, которая от них обычно сохраняется — башенкообразная чашечка без амбулакрального поля — построена весьма просто и не несет важных органов животного, на которых в первую очередь сказывались бы изменения организации, возникающие в процессе эволюции. По этой причине у разновозрастных форм их чешуйчатые башенкообразные чашечки могут быть весьма сходными или даже неотличимыми, несмотря на то, что они принадлежат разным видам. Поэтому я считал необходимым установить особые виды для ленинградских форм, несмотря на то, что некоторые из них очень напоминают уже описанные виды из верхнего силура. С другой стороны, приходится учитывать несомненно имевшую место индивидуальную изменчивость, пределы которой, ввиду скудости сведений о *Pyrgocystis* вообще, для нас остаются неизвестными. Понимание этих пределов, как известно, у различных авторов весьма различно — это проявилось и в литературе о *Pyrgocystis*, в которой пять одновозрастных видов, выделенных Aurivillius, Bather объединил в один единственный вид. По всей вероятности, последняя мера не правильна, так как, например, *Scalpellum sulcatum* и *S. varium* Ауривиллиуса сильно отличаются друг от друга существенными признаками (частота табличек в продольных рядах).

1. *Pyrgocystis volborthi* n. sp. (таблица 1, фиг. 1—4). Представлена наибольшим (8) числом экземпляров различной сохранности (№№ 2801/1—4; 7—10), среди которых у 4 экземпляров чешуйчатый скелет сохранился достаточно полно. Не имеется, однако, ни одного совершенно цельного экземпляра: у всех отсутствует ротовое поле; башенки у большинства сохранились также не вполне удовлетворительно — с концов либо обломаны, либо сдавлены.

Башенкообразная чашечка имеет цилиндрическую форму, обычно несколько суживающуюся лишь в самом основании. Иногда башенка несколько изогнута и, реже, слабо закручена. На одном экземпляре, у которого верхний конец чашечки сохранился хорошо, наблюдается некоторое сужение башенки и здесь (3 мм против 3.5—4 мм на средней высоте башенки). Размеры высоты и максимального диаметра башенок у некоторых экземпляров соответственно следующие: 11 мм и 4.5 мм, 9 мм и 3.5 мм, 8.75 мм и 3—4 мм, 7.5 мм и 3.5—4 мм, т. е. получается отношение от $2^1/_2:1$, до 2:1. Чередование табличек правильное, иногда несколько нарушенное (последнее, возможно, вследствие деформации); число получающихся при этом продольных столбиков табличек могло быть подсчитано лишь на трех экземплярах и равно на двух из них 9, а на одном — 8. Вследствие чередования табличек в продольных рядах, их число в каждом „поперечном" ряду, о которых пишут прежние исследователи *Pyrgocystis*, должно было быть в одном случае равным 4, а в других могло быть лишь равным $4^1/_2$. Последний случай, однако,



Фиг. 1—4. *Pyrgocystis volborthi* n. sp. Глаукочитозый и, быть может, ортоцератитовый известняк. 1. Голотип: a) вид чашечки сбоку; b) вид сверху (деформирована) и c) вид снизу (с неровностями от прирастания). № 2801/1. × 5. 2. Паратип. Вид чашечки сбоку. № 2801/2. × 5. 3. То же. № 2801/3. × 5. 4. Основание чашечки с вдавленностью от прирастания. № 2801/4. × 4.

Fig. 1—4. *Pyrgocystis volborthi* n. sp. Glauconite and, probably, Orthoceratites limestone. 1. Holotype: a) lateral view of cup; b) top view (deformed); c) view from below (with signs of attachement). № 2801/1. × 5. 2. Paratype. Lateral view of cup. № 2801/2. × 5. 3. Paratype. Same. № 2801/3. × 4. 4. Paratype. Base of cup, with a depression left by the object to which the animal was attached. № 2801/4. × 4.

Фиг. 5. *Pyrgocystis gracilis* n. sp. Голотип. Глауконитовый или ортоцератитовый известняк: a) вид чашечки сбоку; b) вид обломанного верхнего конца; c) вид чашечки снизу, с ямкой. № 2801/5. × 4.

Fig. 5. *Pyrgocystis gracilis* n. sp. Holotype. Glauconite or Orthoceratites limestone: a) lateral view of cup; b) view of its truncate upper part; c) view of cup from below, with a depression. № 2801/5. × 4.

Фиг. 6. *Pyrgocystis pulkovi* n. sp. Голотип. Ортоцератитовый известняк: a) вид чашечки сбоку, × 4.5; b) вид сверху, × 5; c) вид снизу, с глубокой ямкой; × 5. № 2801/6.

Fig. 6. *Pyrgocystis pulkovi* n. sp. Holotype. Orthoceratites limestone: a) lateral view of cup, × 4.5; b) same, top view, × 5; c) same, view from below, with a deep depression, × 5. № 2801/6.

Все экземпляры *Pyrgocystis* происходят из Пулкова в окрестностях Ленинграда.

All specimens of *Pyrgocystis* are found at Pulkovo in the vicinity of Leningrad.

немыслим. Вследствие этого из числа (9) продольных рядов табличек вытекает, что у *Pyrgocystis volborthi* n. sp. имеются не замкнутые кольца табличек — венчики, сменяющие друг друга в вертикальном направлении, а таблички располагаются по спирали. Это может быть прослежено и на образцах. Весьма возможно, что и у экземпляра *P. volborthi* с 8 столбиками и у некоторых других ранее описанных видов, у которых число столбиков табличек всегда четное (8, 10, 22) — таблички располагаются не венчиками, как до сего времени предполагалось (во всяком случае об их расположении по спирали никто не писал), а по спирали. Ввиду того, что таблички у описываемой формы чрезвычайно сближены в направлении вертикальной оси башенки, трудно проследить их спиральное навивание. Борозды между продольными столбиками табличек обычно не выражены.

На высоту одного столбика у хорошо сохраненных экземпляров приходится 20 или несколько более табличек; при этом на вершине башенки таблички сильно сближены, в основании же башенки нижние таблички видны на всю их высоту. На большей же части поверхности башенки густота расположения табличек следующая: на протяжении 3 мм можно насчитать 9—11 и более выдающихся концов табличек; иногда 9 концов табличек приходятся даже на 2 мм, что, повидимому, представляет результат некоторой деформации.

У основания башенок нижний ряд или ряды табличек обнажены более полно, чем все следующие кверху; вообще же таблички выступают одна из-под другой на $^1/_3$ мм или еще меньше; ширина их выступающей части в среднем равна $1^1/_2$ мм. Контур выступающих концов табличек изогнут по дуге круга, без заострений.

Все таблички башенки, повидимому, в одинаковой степени круто направлены внутрь и вниз. Полость чашечки можно наблюдать на нескольких экземплярах: то она очень узка, то обладает значительной шириной.

На нескольких экземплярах чашечек наблюдается неповрежденное или мало поврежденное основание, имеющее различный неправильный или несколько мозолистый вид с вдавленностями от неровностей субстрата, к которому прирастали скелеты иглокожих.

При сильном увеличении на поверхности табличек наблюдается очень мелкая густая грануляция.

Pyrgocystis volborthi n. sp. из уже известных форм ближе всего стоит к *P. ansticei* Bath. и *P. sulcata* Aur. из средины верхнего силура. Отличия заключаются: 1) у *P. ansticei* — в слабо конической чашечке, вместо цилиндрической у *P. volborthi*, в присутствии всегда не более 8 продольных рядов — столбиков табличек и в параболических очертаниях выступающего края табличек; 2) у *P. sulcata* — та же форма чашечки и то же число продольных рядов табличек, как у *P. ansticei*, но выдающиеся края табличек имеют очертания дуги круга, как и у *P. volborthi*.

Стратиграфический горизонт: глауконитовый известняк и, быть может, ортоцератитовый известняк нижнего силура Ленинградской области (Пулково).

2. *Pyrgocystis gracilis* n. sp. (таблица 1, фиг. 5). Представлен одним хорошо сохраненным экземпляром (№ 2801/5).

Чашечка постепенно приостряется к нижнему концу и слабо изогнута. Верхний поперечник чашечки равен 3.5 мм, а нижний — 2.5 мм, при высоте ее, равной 6.5 мм. Вверху чашечка обломана, внизу, по всей видимости, цельная. Продольных рядов табличек 9; они тянутся, начиная от основания чашечки, и выступают очень рельефно, так как разделены. Расположение табличек в поперечном направлении не могло быть прослежено, но оно, несомненно, следует спирали. Расположение табличек в продольных рядах очень густое: так же, как и у *P. volborthi* n. sp. на 1 мм приходится 3 выступающих конца табличек; на всю сохранившуюся высоту чашечки на один продольный ряд приходится около 14 табличек. Ширина

выступающих частей табличек в среднем равна 1 мм. Контур выступающего края табличек не по дуге круга, а округлен и при этом несколько заострен. На изломе верхнего конца чашечки видно в сечении несколько колец табличек, оставляющих свободной очень малую полость, заполненную кальцитом. Края табличек чашечки слабо бахромчаты, что связано со степенью их сохранности, зависящей от перекристаллизации; какой-либо скульптуры на поверхности табличек не видно. На нижнем конце чашечки имеется значительное углубление.

Pyrgocystis gracilis по числу продольных рядов — столбиков табличек и густоте расположения последних сходен с *P. volborthi*, но отличается от него общею формою чашечки, формою выступающих концов табличек и наличием борозд между их продольными рядами.

Экземпляр *P. gracilis* является наименьшим из всех остатков *Pyrgocystis* из ленинградского нижнего силура, и не исключена полностью возможность, что признаки, отличающие его от *P. volborthi*, при дальнейшем росте претерпели бы изменения в сторону приближения к *Pyrgocystis volborthi*. Высказывая такое предположение, правильность которого не может быть проверена, я все же пока-что выделяю эту форму в отдельный вид.

Из других форм *P. gracilis* сильнее всего напоминает тот экземпляр *Pyrgocystis* с острова Готланда, который Аurivillius назвал *Scalpellum sulcatum* ([1], фиг. 11). Последняя форма все же отличается от нашей числом продольных рядов табличек, которое равно 8, отсутствием вытянутости в контурах табличек и их несколько более редким расположением (на 1 мм приходятся выступающие концы двух табличек).

Стратиграфический горизонт: глауконитовый или ортоцератитовый известняк (Пулково).

3. *Pyrgocystis pulkovi* n. sp. (таблица 1, фиг. 6). Представлена одним экземпляром (№ 2801/6), размеры которого следующие: высота — 8 мм, диаметр наверху — 5 мм и у основания — 3 мм. Чашечка слабо коническая, книзу суживающаяся постепенно, очень слабо изогнутая. Продольных рядов табличек у основания чашечки 8, начиная со второй трети — 9. Таблички располагаются не поперечными рядами, а по спирали, что на чашечке может быть непосредственно прослежено. Таблички расположены редко, лишь около верхнего конца чашечки они в продольных рядах располагаются несколько теснее. В большей части продольных рядов имеется лишь по 8 табличек, так что в среднем на 1 мм приходится по одной выступающей части таблички. В связи с этим выступает значительная часть поверхности таблички — от $^1/_3$ до $^1/_2$; ширина табличек равна 2.5—3 мм. Контур выступающего конца табличек округленный, но при этом несколько заостренный. Оба конца чашечки, повидимому, естественные; наверху она широко раскрыта (ротовое поле не сохранилось), внизу вдавлена.

Окаменелость перекристаллизована (доломитизирована) и ее поверхность груба, так что если и была скульптирована, то скульптура не могла сохраниться.

Pyrgocystis pulkovi n. sp. резко отличается от описанных выше видов более редким расположением табличек, в то время как к *P. gracilis* n. sp. она приближается общею формою чашечки и формою ее табличек. Из ранее описанных видов *P. pulkovi* по частоте расположения табличек и по общей форме башенки ближе всего стоит к готландскому *Scapellum varium* Ауривиллиуса ([1], фиг. 12), впоследствии объединенному Бэзером с другими формами в вид *Pyrgocystis sulcatum* Aur.; отличается от него, однако, очертаниями выступающих частей табличек, которые у *S. varium* имеют форму дуги круга.

Стратиграфический горизонт. Окаменелость окрашена в иной, чем у предшествующих форм, цвет: серовато-красноватый, который часто свойственен ортоцератитовому известняку, из которого она, повидимому, происходит.

Одиннадцатый экземпляр *Pyrgocystis* (из Пулкова, № 2801/11) представляет обломок чашечки (его нижнюю часть), принадлежность которого к тому или иному виду не может быть определена.

Палеонтологический институт
Академия Наук СССР
Москва

Поступило 8.III 1938 г.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Aurivillius Carl W. S., Ueber einige ober-silurische Cirripeden aus Gotland. Bihang till K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Bd. 18, Afd. IV, № 3, pp. 3—24, 1 pl. 1892.
[2] Bather F. A., Pyrgocystis n. g. (part I a. II), Studies on Edrioasteroidea VI. Geol. Mag., n. s., Dec. VI., Vol II, pp. 5—12, pp. 49—60, pls. II, III. 1915.
[3] Richter Rud., Schuppenröhren als Anzeiger von zwei im deutschen Devon neuen Echinodermen-Gruppen (Edrioasteroidea Billings und Ophiocistia Sollas?), Senckenbergiana. Bd. 12, № 4/5, SS. 279—304, 9 Fig., 1930.
[4] Ruedemann, R., Some Silurian (Ontarian) faunas of New-York. New-York State Museum Bulletin, № 26/5, June. Albany.

R. HECKER. *PYRGOCYSTIS* FROM THE ORDOVICIAN OF LENINGRAD PROVINCE

The collections of A. Volborth, from the vicinity of Leningrad, kept in the Academy of Sciences of the USSR, comprise 11 specimens of the genus *Pyrgocystis* (class Thecoidea, type Echinoderma). These remains come from the Glauconite and Orthoceratites limestones of the Baltic Ordovician, corresponding with the Arenig of Great Britain.

Until the present time, only few remains of *Pyrgocystis* (8 species) have been described from beds, beginning with the Ordovician, up to the Lower Devonian, of the USA (Bather, 1915 and Ruedemann, 1925), England (Bather, 1915), Scotland (Bather, 1915) and Germany (Richter, 1930).

Among the Leningrad material on *Pyrgocystis*, collected in Pulkovo, three new species can be erected: *Pyrgocystis volborthi* n. sp., *P. gracilis* n. sp. and *P. pulkovi* n. sp. Only the turret-like cups, not always complete, are present; in no specimen the oral face have being preserved.

1. Pyrgocystis volborthi n. sp. (pl. 1, fig. 1—4).

Cup cylindrical, narrowing only at the very base. Maximum height 9 mm, diameter 3.5 mm, minimum height 7.5 mm, diameter 3—4 mm. Ratio of lenght to height varies between 2:1 and 2.5:1. Alternation of plates usually regular, sometimes disturbed. Number of longitudinal rows of plates 9 (on two specimens) and 8 (on one specimen); the plates are arranged not in rings but spirallike. This feature, which never before has been observed, is possibly proper to some other species of *Pyrgocystis* as well. Longitudinal rows contain 20 or more plates each, with 9—11 or even more exposed ends of plates per 3 mm; plates exposed for $^1/_3$ mm, or less, width of the exposed part of a plate being $1^1/_2$ mm average; exposed margins circular. Dimensions of the cavity of cups different, depending apparently from the state of preservation. On the base of cups depressions are observed, left by objects to which the animal was attached. Surface of plates finely and densely granulated.

P. volborthi is most closely allied to *P. ansticei* Bath. and *P. sulcata* Aur. from the Gotlandian; however in P. ansticei the cup is conical, not cylindrical; number of longitudinal rows never exeeds 8; exposed edges of plates are parable-like; *P. sulcata* has a similar form of the cup and the same number of longitudinal rows of plates, as *P. ansticei*, but the exposed margins of the plates are circular, as in *P. volborthi*.

Horizon: Glauconite and, probably, Orthocerarites limestones. 8 specimens.

2. *Pyrgocystis gracilis* n. sp. (pl. 1, fig. 5)

Cup gradually narrowing towards the lower end and gently curved. Height 6.5 mm, diameter of the upper part 3.5 mm, of the lower one — 2.5 mm (the top of the cup is broken off). 9 longitudinal rows of plates separated by grooves. Plates arranged densely: 3 exposed ends of plates per 1 mm. 14 plates in each row. Width of the exposed part of plates 1 mm average; exposed margin rounded, somewhat tapering. Due to crystallization, the edges of plates are somewhat fringed, and the fine structure even if it did exist, could not be preserved. On the lower end of the cup a rather deep depression is observed.

The characters, by which *P. gracilis* is distinct from *P. volborthi* n. sp. — viz. the particularities of the form of the cup, the shape of the exposed part of the plates, and the presence of grooves between the longitudinal rows of plates, — evidently afford good enough grounds for considering these two forms as different species.

Of the forms of other countries, *P. gracilis* displays most resemblance with the specimen of *Pyrgocystis* from Gotland, which Aurivillius (1, fig. 11) described under the name of *Scalpellum sulcatum*. The latter form, however, has a different number (8) of longitudinal rows of plates, the plates are somewhat more widely spaced, their exposed margins being not tapering.

Horizon: Glauconite or Orthoceratites limestone, 1 specimen.

3. *Pyrgocystis pulkovi* n. sp. (pl. 1, fig. 6)

Cup conical, gradually narrowing towards the lower end and very gently curved. Height 8 mm; diameter of the upper part 5 mm, of the lower one — 3 mm. At the base of the cup there are 8 rows of plates; in the second third — 9 rows. Plates disposed spiral-like, widely spaced, only at the upper end being more closely set. 8 plates in a longitudinal row and, average, one exposed end of plate per 1 mm. Width of plates 2.5—3 mm, $^1/_2$—$^1/_3$ of a plate being exposed. Exposed margins rounded and slightly tapering. Cup wide open at the top, depressed at the base. No sculpture have been observed, possibly due to the dolomitization.

P. pulkovi n. sp. greatly differs from both of the above described two species by the sparser arrangement of the plates. It approaches *P. gracilis* n. sp. by the general form of the cup, and by the shape of the plates. Of the forms of other countries, *P. pulkovi* most closely resembles the Gotland *Scalpellum varium* Aur. (*Pyrgocystis sulcatum* Aur., according to Bather), by the general form of the turret, as well as by the number of plates per mm, differing from the latter in the outlines of the exposed margins of the plates, which in *S. varium* are circular.

Horizon: appearantly — Orthoceratites limestone. 1 specimen.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

И. А. ЕФРЕМОВ

ЗНАЧЕНИЕ ВЕРХНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ БАССЕЙНОВ СИБИРИ В ПАЛЕОНТОЛОГИИ ДРЕВНЕЙШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

(Представлено академиком А. А. Борисяком)

Большое количество местонахождений пермских наземных позвоночных, позволившее наметить уже историю этой фауны и упорядочить стратиграфическое значение отдельных форм, было открыто за последнее двадцатилетие на территории Европейской части СССР.

Все эти костеносные горизонты залегают в континентальных фациях верхнепермских отложений восточного края Русской платформы, между Волгой и Уральским хребтом. Наши поисковые работы из года в год пополняют имеющуюся сумму фактов новыми точками нахождения фауны. Уже сейчас имеется целый ряд новых пунктов в самых различных горизонтах, подлежащих разработке для извлечения фауны в ближайшие годы.

Дальнейшее планомерное развитие поисков и раскопок местонахождений пермских наземных позвоночных даст достаточно полную картину развития пермской фауны, что, в свою очередь, позволит расчленить континентальные фации верхней перми уже не только на зоны, но и на отдельные горизонты.

Но уже сейчас намечается предел наших исследований. Все наши местонахождения принадлежат верхней перми, и, таким образом, весь процесс появления пермской фауны Tetrapoda на территории СССР и чрезвычайно интересный ход ее развития в нижней перми для нашего изучения недоступен. Это положение является исторически сложившимся наследием того, что, в общем, все находки фауны позвоночных производились случайно, при геологических исследованиях, и лишь впоследствии изучались палеонтологически. Естественно, что все находки сконцентрировались в пределах наилучше изученных участков нашего Союза, в пермских отложениях Европейской части СССР.

В Сибири же, несмотря на наличие огромных площадей развития континентальной перми, до сих пор мы не имеем ни одной более или менее полной находки древнейших четвероногих.

В Европейской части СССР континентальные нижнепермские отложения представлены преимущественно мертвыми химическими осадками, и шансы на нахождение в них фауны весьма невелики.

Согласно развиваемым мною положениям о закономерностях захоронения, наличие местонахождений древнейших позвоночных в тех или иных толщах подчиняется закону больших чисел, т. е. требует, с одной стороны, наличия значительных площадей соответствующих фаций, с другой — довольно многочисленной фауны.

Для нижнепермских отложений Европейской части Союза налицо отсутствие обоих этих условий, ибо трудно предположить многочисленность фауны в неблагоприятных условиях отложения больших масс химических осадков.

Для нижнепермских отложений Сибири мы имеем, несомненно, очень большие площади хорошо соответствующих условиям консервации животных остатков фаций, следовательно, налицо первое условие для обнаружения крупных местонахождений. Открытым остается вопрос о возможности существования фауны наземных позвоночных в эпоху отложения континентальных нижнепермских осадков Сибири. Он является в то же время одним из важнейших в деле изучения древних Tetrapoda.

Именно в Сибири мы имеем континентальные отложения также карбона и девона, тесно связанные с нижнепермскими, и, следовательно, здесь, как ни в какой другой стране, в случае открытия местонахождений мы могли бы проследить историю развития наземных позвоночных. Обсуждение вопроса о возможности открытия фауны и о пунктах будущих исследований и составляет задачу настоящей статьи.

История развития наземных позвоночных на сегодняшний день очерчивает три важнейших его этапа на протяжении карбона и перми.

Первый этап, выход на сушу позвоночных, ознаменовался развитием класса амфибий. Неуклюжие древнейшие амфибии — стегоцефалы, унаследовавшие от своих рыбьих предков очень много примитивных черт, были еще теснейшим образом связаны с водой. Области их обитания были сосредоточены по плоским берегам материков, либо в карбоновых, затопленных водой лесах, либо в очень мелких, широких разливах устьев больших рек. Их остатки в карбоновых и девонских местонахождениях тесно перемешаны с остатками рыб и приурочены к узким прибрежным, наиболее богатым пресной водой областям накопления континентальных осадков и углей. С сокращением карбоновых лесов древнейшие стегоцефалы переходят к обитанию исключительно в лужах и болотах внутри лесов в отдельных уцелевших оазисах. Другие формы стегоцефалов уже в эпоху нижней перми приспособляются к обитанию в реках и озерах и частично даже ведут сухопутный образ жизни.

Эти пермские стегоцефалы являются более наземными формами, чем карбоновые, и расселяются широко по палеозойским континентам, вымирая только в триасе.

Вторым этапом развития Tetrapoda является возникновение многочисленной фауны примитивных рептилий на границе перми и карбона, и, наконец, третьим этапом, завершающим завоевание суши в палеозое — развитие очень разнообразной и многочисленной фауны гондванских зверообразных рептилий. Различные формы наземных позвоночных, по мере наступления последующих этапов, тесно переплетаются между собой, образуя все более усложняющиеся биоценозы, приспособленные к самым различным условиям обитания.

Главные местонахождения древнейших стегоцефалов, знаменующие собой географические области развития первого этапа, все находятся на самой западной и северной окраинах Западной Европы, показывая тем самым расположение на прибрежных участках древней суши — Эрии. К этой группе принадлежат местонахождения девонских стегоцефалов Восточной Гренландии и нижнекарбоновые местонахождения Англии.

В Восточной Гренландии (страна Христиана X) развиты мощные (свыше $1^1/_2$ км) континентальные песчано-глинистые толщи верхов девона и низов карбона, с часто встречающимися остатками девонских рыб, прорезанные дейками базальтов и порфиров. Остатки стегоцефалов группы Ichthyostegidae найдены в глинистых песчаниках наиболее богатой остатками рыб серии Remigolepis на северном склоне горы Цельзия на острове Аймер.

Серия Remigolepis, относимая к самым верхам верхнего девона, сложена равномерно слоистыми тонкими пластами темнокрасных, бурых и серых мергелей и глин и темносерых песчаников. Сверху на нее согласно налегают серые песчаники и мергели артродировой серии, постепенно переходящие кверху в светлосерые и карминно-красные массивные песчаники нижнего карбона со стволами Knorria. Внизу серия Remigolepis

согласно подстилается серией Phyllolepis — свитой светлокрасных, бурых и светлосерых песчаников. Ниже залегают морские слои среднего девона — темные песчанистые сланцы с Diplopterax. Нижний девон отсутствует, хотя, вероятно, к нему принадлежат мощные конгломераты островов Элла и Экербом. Стегоцефалы, найденные здесь, являются древнейшими четвероногими, известными до сих пор.

Нижнекарбоновые местонахождения Англии заключают разнообразную фауну крупных стегоцефалов группы Embolomeri, весьма сходных с девонскими ихтиостегидами, и приурочены к шотландским угольным бассейнам, в области развития верхней продуктивной свиты нижнего карбона (Bernician).

Остатки стегоцефалов находятся в так называемых black-bands — конкрециях сферосидерита, залегающих в углисто-глинистых сланцах — вмещающих уголь породах. Другие остатки сохраняются в песчанистых и мергельных прослоях в мидлосских битуминозных сланцах.

Вся толща в среднем около 2000 м мощностью подстилается мергелистыми известняками, мергелями и глинами с гипсом и состоит из чередования различной мощности пачек известняков, известково-глинисто-углистых сланцев, битуминозных тонкослоистых глин, глинистых песчаников и частично даже песков с различными по мощности и составу слоями углей.

Нижнекарбоновая толща Шотландии образовалась в заливах моря и определенных участках дельт, вдоль плоских берегов суши, существовавшей тогда на севере Шотландии, по мере приближения к которой фации становятся все более песчанистыми.

Важнейшие пункты нахождения фауны — угольные разработки Burdiehouse, Midlothian и Gilmerton близ Эдинбурга.

В эпоху верхнего карбона круг находок фауны стегоцефалов значительно расширяется, вследствие дальнейшего расселения животных.

В пределах Англии мы имеем ту же фауну эмболомерных лабиринтодонтов, однако, более разнообразную и многочисленную. Местонахождения также, главным образом, приурочены к угольным шахтам бассейнов Нортумберлэнда, Файфшайра, Стаффордшайра, Иоркшайра, Ланаркшайра (Airdrie) в Шотландии и также в Килькенни (Ирландия).

Скопления животных остатков залегают также в прослоях железняка (black-bands) и в сланцеватых углисто-песчанистых глинах среди угольных слоев нижней продуктивной толщи, подстилающих кремнистыми сланцами. Некоторые остатки найдены в серых песчаниковых линзах в свите пестрых буро-красных и серых песчаников с прослоями известняков, доломитов и углей, залегающих над сланцеватыми углистыми глинами. Местонахождение Килькенни (угольный район Лейстер) принадлежит верхнему продуктивному отделу, представленному преимущественно континентальными отложениями, в то время как нижний отдел содержит многочисленные морские прослои.

Осадки верхнего и нижнего карбона Англии тесно связаны между собой и образовывались в заливе мелкого моря, загромождавшемся континентальными осадками и постепенно превратившемся в эстуарий, а затем в плоскую заболоченную равнину. К концу верхнего карбона намечается переход к сухому климату, который в некоторых участках проявляется и раньше, будучи отражен в пестрых породах стаффорда.

Другая группа местонахождений верхнего карбона находится в угольных местонахождениях пенсильванской толщи в США и Канаде и соответствует по возрасту верхнекарбоновым местонахождениям Англии, т. е. принадлежит вестфальскому ярусу.

Наиболее древним из этой группы является знаменитое местонахождение Joggins в Ново-Скотия в Канаде, где найдена многочисленная фауна мелких стегоцефалов — лабиринтодонтов в дуплах больших деревьев, вертикально стоящих в угольных пластах.

Другие местонахождения — Pictou в Нова-Скотия, Линтон (Аллеганская свита) в Огайо и Мэзон-Крик в Иллинойсе содержат фауну многочисленных мелких стегоцефалов — бранхиозавров и нектридий в углисто-глинистых сланцах кровли и почвы угольных пластов или (Мэзон-Крик) в конкрециях, в глинистых сильтстонах, переполненных растительными остатками.

Вмещающие уголь породы образуют мощные толщи, состоящие из мергелей, глинистых песчаников и сланцев с прослоями известняков.

Все эти породы, несомненно, континентального происхождения, отлагавшиеся в заболоченных пресноводных бассейнах, поросших лесами, в которых и обитала многочисленная фауна мелких стегоцефалов.

В самых верхах стефанского яруса или в низах нижнепермского красного лежня Западной Европы мы находим последние стадии существования карбоновой фауны стегоцефалов. Отложения красного лежня (красного песчаника), сменяющие верхний карбон, появляются в разных пунктах не одновременно, так что частично могут принадлежать карбону, частично нижней перми. Однако для нас важно то, что все местонахождения залегают в свите красного лежня и, следовательно, показывают состояние карбоновой фауны вскоре после наступления пермского режима.

В бассейне Отен во Франции остатки бранхиозавров находятся в слоях Мюз — свите глинистых сланцев, серых песчаников, тонких и редких мергелистых известняков и углей. Остатки залегают в углисто-глинистых сланцах среди углей. Свита Мюз около 300 м мощностью сверху прикрывается свитой Миллери около $^1/_2$ км мощностью также угленосной, но с большим количеством известковых прослоев. В этой свите мы находим остатки стегоцефалов уже нового, пермского типа (Actinodon),

Знаменитые местонахождения Саарской впадины — Лебах, Саарбрюкен содержат смешанную карбоновую и пермскую фауну стегоцефалов.

В самых нижних частях красноцветной толщи — нижних кузельских слоях—фауна стегоцефалов приурочена к серым песчаникам, песчанистым глинам и мергелям (Альтенглан), залегающим между красными грубыми песчаниками и конгломератами (лежачий бок) и красными песчаниками и глинами с редкими известняками (висячий бок). Мощность толщи в среднем около 400 м.

В верхних кузельских слоях средней мощностью около 500 м остатки стегоцефалов вместе с рыбами встречаются в серых песчаниках и глинах среди глинистых сланцев и темносерых битуминозных известняков. Эта свита (Оденбах) залегает опять-таки между красными песчаниками и глинами и красновато-серыми и желтыми массивными песчаниками.

В этой группе местонахождений встречены мелкие бранхиозавры вместе с редкими остатками крупных лабиринтодонтов пермского типа.

Залегающие непосредственно выше лебахские слои образуют мощную толщу (300 м). Нижняя часть этой толщи не содержит фауны наземных позвоночных и состоит из слюдистых песчаников и конгломератов. Верхняя часть толщи сложена черными тонкослоистыми глинистыми сланцами и глинами, богатыми конкрециями глинистого железняка. В сланцах многочисленные остатки растений, а в конкрециях железняка встречаются уже типичные пермские стегоцефалы (Archegosaurus, Sclerocephalus) вместе с рыбами.

Костеносные слои прикрываются свитой пестрых грубозернистых песчаников и конгломератов с прослоями глинистых сланцев и большим количеством окремнелых древесных стволов (Walchia).

Северобогемские угольные бассейны обладают еще более богатыми местонахождениями последних карбоновых стегоцефалов. Сюда принадлежит прежде всего группа местонахождений у Нюршана и Кунова. Остатки мелких стегоцефалов (бранхиозавров и нектридий) встречаются в изобилии в глинисто-углистых сланцах и плотных углях кэннельского типа с остатками растений, залегающих в самых верхних частях нижнего угольного

горизонта (радницкие слои). Эти угли подстилаются кремнистыми („шлифовальными") сланцами, серыми глинами и песчаниками. В последних залегает самый нижний главный угольный пласт, иногда непосредственно лежащий на древней денудационной поверхности. Нижний угольный горизонт сверху прикрывается светлосерыми песчаниками и глинами. Общая мощность всей толщи в среднем около 400 м.

Выше залегают красные глинистые сланцы, переслаивающиеся с красными грубозернистыми аркозовыми песчаниками. Вверху песчаники каолинизированы и содержат большое количество окремнелых араукаритовых стволов и пропластков сферосидеритов. На эту красноцветную толщу мощностью в среднем около 100 м налегает верхний угленосный горизонт (кунковские слои) около 150 м мощностью. Этот горизонт состоит из темносерых и черных глинистых, иногда песчано-глинистых сланцев с двумя пластами угля — в основании и вверху. На нижний угольный пласт налегают битуминозные сланцы с массой остатков растений, рыб и мелких карбоновых стегоцефалов. Среди последних встречаются редкие остатки пермских лабиринтодонтов и очень редкие остатки нижнепермских рептилий.

Нижние угленосные горизонты отлагались в мульдах между альгонкскими хребтами. По заполнении обоих глубоких бассейнов (Пильзен и Кладно) верхний угленосный горизонт трансгредирует прямо на альгонкские породы поверхности карбонового рельефа между бассейнами и таким образом их соединяет. На верхнем сером горизонте лежат уже типичные слои красного лежня — красные песчаники и глинистые сланцы.

Другая группа местонахождений Богемии относится целиком к красноцветной толще (красному лежню).

Близ Лотки в Моравии, в пределах так называемой „Босковицкой борозды" развита мощная толща красных аркозовых песчаников, красных, бурых и светлосерых слоистых глин около 1500 м мощностью. Среди серых пород в толще имеются два постоянных горизонта черных углистых битуминозных горючих сланцев до 12 м мощностью каждый. В сланцах очень много растительных остатков и, кроме того, остатки рыб и мелких бранхиозавров Нюршанского типа.

Близ Браунау развит средний отдел красного лежня — лебахские и толейские слои. Здесь в глинистых известняках и сланцах, залегающих среди красных аркозовых песчаников, встречаются остатки растений, рыб и мелких стегоцефалов — бранхиозавров. Фауна стегоцефалов идентична с отенскими и нюршанскими местонахождениями. Свита представляет собою сравнительно тонкие прослои в массе эффузивных пород — мелафиров, кварц-порфиров и их туфов. Мощность осадочной части в среднем 200 м, эффузивов — 800 м. Прикрывается красными конгломератами и песчаниками около 100 м мощности.

В знаменитом местонахождении Плауэнш-Грунд близ Дрездена тысячи мелких стегоцефалов-бранхиозавров были найдены в нижнем и среднем отделе красного лежня, в темносерых сланцеватых глинах, залегающих среди серых и красных песчаников в мощных покровных излияниях кварцевых порфиров. В отдельных частях осадочной свиты часто встречаются угольные пласты и пропластки. В этом же местонахождении недавно открыты крупные пермские рептилии — пеликозавры.

Подводя итоги рассмотренным нами местонахождениям последней карбоновой фауны, мы можем отметить следующие их особенности.

Все местонахождения содержат исключительно мелкую, богатую фауну, к которой примешиваются очень редко более крупные пермские формы. Остатки животных залегают в крупных концентрациях в небольших серощветных и угольных пачках среди красных пород мощной толщи красного лежня.

В вышележащих безугольных слоях снова встречаются остатки стегоцефалов, но уже исключительно представленных крупными пермскими формами.

Таким образом, последняя карбоновая фауна стегоцефалов концентрировалась в отдельных мелких оазисах-лесах среди неблагоприятной, вследствие слишком сухого климата, нижнепермской обстановки. Исчезновение лесов карбонового типа повело к полному исчезновению фауны карбоновых стегоцефалов в нижней перми.

По распределению и особенностям геологического строения всех рассмотренных нами месторождений фауны первого древнейшего этапа можно установить общую картину развития.

Первые остатки стегоцефалов мы находим в девоне среди прибрежных мощных песчаных отложений вместе с панцырными рыбами, которые находятся в подавляющем количестве.

Нижнекарбоновые местонахождения заключены в отложениях прибрежных паралических лесов, то заливаемых морем, то затопляемых пресной водой. Остатки стегоцефалов часто встречаются вместе с крупными рыбами, как морскими, так и пресноводными.

Верхнекарбоновые отложения уже приурочены к большим лесным площадям в затопленных и заболоченных депрессиях или дельтах, но вне морской обстановки, с пресноводными рыбами.

И, наконец, на границе перми и карбона фауна стегоцефалов сосредоточивается в отдельных небольших участках среди общей пустынной обстановки и жаркого климата, глубоко внутри континента.

В постепенном передвижении фауны от прибрежной полосы все дальше в глубь континентальной обстановки есть прямая связь с ее постепенным расселением. К концу верхнего карбона фауна стегоцефалов заселяет всю Северную Америку и Европу, но наступление сухого климата нижней перми и исчезновение карбоновых лесов обусловливает полное исчезновение фауны.

В это же самое время начинается второй этап развития наземной фауны палеозоя.

На границе перми и карбона, частично еще в карбоне (в тех местах, где начинает преобладать обстановка пермского характера), на обширном пространстве в южной части Северной Америки появляется обильная и разнообразная фауна крупных пермских рептилий.

В Равнинной провинции, в пределах штатов Техас, Канзас, Оклахома и Нью-Мексико, имеет место развитие красноцветных континентальных толщ, протягивающихся широкой полосой с ССВ на ЮЮЗ. Местами эти отложения тесно связаны с карбоном — верхами пенсильванского отдела.

Наиболее полно представлены нижнепермские красноцветные отложения в Техасе, где они разделяются на следующие свиты (снизу вверх) — Циско, Вичита, Клир-Форк и Дабл-Моунтэйн общей мощностью свыше 3000 м. В основном все свиты сложены разнообразными массивными и слоистыми песчаниками, известковистыми глинами, мергелями и глинистыми сланцами с подчиненными прослоями мелких конгломератов и железистых (лимонитовых) конкреций, и более редко — различными известняками. Как песчаниковые, так и глинистые породы преобладающе красных оттенков, но также весьма распространены желтые, серые и голубоватые цвета.

В свитах Циско, нижней Вичите и нижней Клир-Форк серые и бурые тона пород даже преобладают, что зависит от их тесной связи с сероцветными породами карбона. В более высоких стратиграфически свитах резко преобладают красные породы.

Характер пород также изменяется в широтном направлении. Так, в восточной части полосы пермских отложений доминируют бурые и серые породы с прослоями углистых сланцев и углей и многочисленными прослоями известняков с карбоновой фауной. В западной части, наоборот, представлены подавляюще красноцветные породы — песчаники и сланцы с гипсоносными прослоями. Прослои известняков довольно редки.

Находки фауны рептилий и амфибий сделаны преимущественно в железистых конкрециях, а также линзах твердых известковистых глин и мергелей. В некоторых случаях остатки хорошей сохранности были найдены в серых песчаниках небольшими линзами, залегающими в красных глинах.

Фауна со всеми ее типичными формами появляется сразу уже в верхах самой нижней свиты — Циско, относимой еще к карбону. Однако главный расцвет фауны совпадал со временем отложения свит Вичита и Клир-Форк.

Главную роль в нижнепермской фауне Техаса играют рептилии, особенно многочисленны пеликозавры (Pelycosauria), более редки весьма примитивные котилозавры — сеймурии, диадектиды и канториниды. В большом числе встречаются амфибии — стегоцефалы групп Embolomeri и Rhachitomi, среди которых имеются разнообразные водные и сухопутные крупные формы, благодаря чему фауна амфибий существенно разнится от типичных карбоновых фаун. Рептилии все без исключения сухопутные формы, как травоядные, так и хищные.

Анализ условий образования местонахождений в красных слоях нижней перми США приводит к представлению о большой дельте, частично уже превращенной в песчаную полупустыню с отдельными озерками и рукавами, иногда пересыхавшими, но снова затоплявшимися периодически. На западе преобладала континентальная обстановка, на востоке имели место частые вторжения моря в заболоченную низменную область.

В общем, менее благоприятные внешние условия в области образования красноцветов способствовали концентрации фауны и временами ее массовой гибели, вследствие чего мы имеем значительно большее число находок фауны именно в красноцветных свитах.

Кроме описанной большой площади красных слоев Техаса, Канзаса, Оклахомы и Нью-Мексико, на территории США известны местонахождения отдельных форм этой же нижнепермской фауны рептилий в очень сходных красноцветных отложениях основания перми. Из них назовем местонахождение близ Дэнвилля в Иллинойсе, где в отложениях русла реки, прорытого в древне-пенсильванских породах, встречены типичные техасские стегоцефалы и рептилии (пеликозавры). В красных слоях о-ва Принца Эдуарда, в глинистых сланцах и песчаниках серии Dunkard у Портланда (Зап. Виргиния) и близ Эльба (Огайо), в красноцветной свите Роунд-Кноб близ Питтсбурга в Пенсильвании также найдены остатки пеликозавров и стегоцефалов техасского типа. Близкие формы пеликозавров изредка встречаются в красноцветной нижнепермской толще Западной Европы (красном ложе), в пунктах, уже описанных выше, вместе с пермскими стегоцефалами, сменившими исчезнувшую в нижней перми карбоновую фауну стегоцефалов.

К верхней перми пеликозавры и стегоцефалы нижнепермского типа встречаются уже в Европейской части СССР. На этом ареал распространения нижнепермской фауны США и кончается, ибо больше нигде в мире остатков типичных форм красных слоев Техаса не найдено.

Таким образом, второй этап развития наземных позвоночных выразился в появлении разнообразных, вполне наземных форм пермских рептилий, заселивших южную часть Северо-Американского континента и впоследствии Европу.

Рептилии нижнепермской фауны распространились по континенту северного полушария вместе с нижнепермскими крупными амфибиями — стегоцефалами.

В верхней перми формы нижнепермского типа проникают на восток до Урала, но затем быстро исчезают, растворившись в массе форм третьего, последнего этапа развития палеозойских наземных позвоночных.

Этот этап, выразившийся в появлении весьма прогрессивной фауны гондванских зверообразных рептилий, наиболее полно документирован местонахождениями Южной Африки, с которых мы и начнем его рассмотрение.

В конце карбона — начале перми большой континент, существовавший на юге Африки, изобиловал горными массивами. Высокие плато окаймляли большую низменность — котловину Каррoo с севера и юга, протягиваясь в широтном направлении.

Переход от карбона к перми во всем южном полушарии выразился в ухудшении климата. Значительное похолодание в условиях влажного климата вызвало образование мощных ледяных покрытий на горных массивах. Оледенение началось в приморской возвышенности, откуда массы льда постепенно проникли вглубь страны. Так, из южных возвышенностей льды проникли в область Нама, Гриквалэнд, Трансвааль и Наталь. Насчитывается четыре основных места оледенения, где ледяной покров был толщиною в несколько сот метров. В нижнепермскую эпоху насчитывается два или три периода оледенения, когда лед покрывал почти всю низменность огромного бассейна Каррoo. Даже когда льды отступали и локализировались только на возвышенностях, имели место периодические похолодания, сменявшиеся более теплыми промежутками времени. Льды образовали мощные отложения, слагающие нижнюю часть основания формации Каррoo — низы толщи Двика (Двика — тиллит). В низменности котловины Каррoo, у края тающего ледяного покрова образовался обширный бассейн ледниковых вод. В этом бассейне отложились темнокоричневые битуминозные сланцы серии Двика, залегающие прямо на тиллитах. В сланцах встречаются остатки нижнепермских водных рептилий — особых форм южного полушария — Mesosaurus, родственных североамериканским нижнепермским пеликозаврам. Мезозавры населяли бассейн ледяных вод, покрывавший депрессию Каррoo. Никаких других форм пермских наземных позвоночных в этих отложениях не найдено.

В Южной Америке мы встречаем замечательную аналогию с Южной Африкой. В Уругвае, в битуминозных известняках, залегающих на тиллитах и покрывающихся песчаниками, находятся также остатки мезозавров.

Бразильские местонахождения фауны мезозавров залегают в несколько более высоких слоях таких же отложений.

В округах Рио Гранде до Суль, Сао Пауло, Парана и Санта Катарина на древней денудационной поверхности залегают ледниковые отложения свиты Итараре, сверху прикрывающиеся темными, слегка битуминозными сланцами и глинистыми песчаниками. Выше залегают темные сланцы свиты ирати, в которых в большом числе находятся остатки Mesosaurus. Слои с Mesosaurus прикрыты свитой Эстрада-Нова — серыми и бурыми песчаниками и глинами с окремнелыми стволами деревьев.

Несомненно, что холодный климат и ледниковая обстановка были широко распространены в эпоху нижней перми в южном полушарии. Единственными обитателями этих холодных бассейнов были мезозавры — особая ветвь нижнепермских рептилий.

В Южной Африке, после таяния льдов эпохи Двика начинается энергичная эрозия возвышенностей, окружающих большой бассейн Каррoo. По всей обширной низменности растекаются потоки, местами бурные. В заболоченных и сырых участках обильная глоссоптериевая флора образует пласты угля. В стоячих водах образуются темные, иногда битуминозные сланцы.

Отложения следующей за Двика серии Экка формации Каррoo представляют собою мощную толщу сланцеватых глин, песчаников и мергелей с прослоями углистых сланцев и углей. Преобладают темные цвета пород — бурые, шоколадные, темносерые, почти черные, наконец, оттенки.

Все эти осадки образовывались в условиях холодного климата при большом количестве вод и являются исключительно континентальными образованиями. Животные остатки вообще весьма редки. В самых верхних слоях серии Экка появляются первые наземные позвоночные. Это исключительно редкие разрозненные остатки, принадлежащие крупным наземным рептилиям группы дейноцефалов.

На серию Экка с постепенным переходом налегает серия Бофорт, очень богатая местонахождениями наземных позвоночных. В нижних свитах серии Бофорт преобладают те же породы, как и в Экка — темные глинистые сланцы, шоколадные мергели и глины. В верхних свитах доминируют песчаники. Почти все породы имеют темную окраску отложений в условиях влажного и прохладного климата.

В общем, напластование серии Бофорт сравнительно с серией Экка более беспорядочно. Только-что наслоенные отложения подвергаются перемыванию. Местами бурные потоки временного характера затопляют низины и заваливают галечными отложениями свои глубоко прорытые русла. В многочисленных озерах откладываются тонкие осадки — глины и сильты с фауной моллюсков, ракообразных и рыб. В тонкозернистых осадках, впоследствии преобразовавшихся в шоколадные глины, очень крепкие мергели почти черного цвета и плотные темносерые песчаники, часто встречаются кости и целые скелеты амфибий и рептилий вместе с окремнелыми древесными стволами.

Фауна наземных позвоночных появляется сразу в большом числе в базальных слоях серии Бофорт на границе с серией Экка. Рептилии представлены исключительно сухопутными формами — крупными и тяжелыми дейноцефалами (Deinocephalia), среди которых имеются как хищные, так и травоядные формы; массивными роющими парейазаврами (Pareiasauria); травоядными дицинодонтами и весьма многочисленными, сравнительно мелкими хищниками группы зверозубых (Theriodontia). Более редки своеобразные мелкие формы весьма примитивного строения — дромазавры (Dromasauria). В самых низких горизонтах, кроме того, найдены очень мелкие хищные рептилии группы Anningiamorpha, близко родственные небольшим пеликозаврам Северной Америки. Амфибии - стегоцефалы являются крупными пермскими формами и встречаются редко.

Фауна палеозойских наземных позвоночных Южной Африки, как мы видим, более поздняя, чем фауна красных слоев Северной Америки. Здесь мы не находим ни одной типично американской формы. Вся фауна в целом эволюционирует в сторону приближения к типу строения млекопитающих, и действительно в верхних слоях серии Бофорт мы встречаем уже очень близкие к млекопитающим формы, такие, как Cynodontia или Ictidosauria. О некоторых представителях этих групп еще не разрешен вопрос, являются ли они рептилиями, или должны быть причислены уже к классу млекопитающих.

Все представители южноафриканской фауны формации Карроо в своем строении отличаются теми или иными свойственными млекопитающим признаками, почему и вся эта группа в целом носит название зверообразных рептилий (Theromorpha). Несомненно, что направление эволюции фауны рептилий в Южной Африке выявилось, как необходимость приспособления к неблагоприятным климатическим условиям, в которых естественный отбор отметал все формы более рептильного, так сказать, типа. Действительно, в жарком климате нижне- и среднепермского времени Северной Америки и Западной Европы среди рептилий формы, близкие к млекопитающим, чрезвычайно редки.

В течение эпохи отложения серии Бофорт происходит изменение климата на более сухой и теплый, что показывают верхние свиты, относящиеся уже к низам триаса.

В это же самое время к фауне зверообразных рептилий начинают примешиваться первые провозвестники фауны мезозойских рептилий — примитивные эозухии (Eosuchia), древние крокодилы и предки ящериц. В эпоху Бофорт это почти исключительно водные формы.

Последние отложения формации Карроо — серия Штормберг характеризуется уже жарким и сухим климатом, а также сильным развитием вулканизма. Среди отложений резко преобладают весьма грубозернистые песчаники с прослоями углей (свита Мольтено). Выше залегают „красные

слои" — серия красноцветных песчаников и мергелей—прикрывающиеся, в свою очередь, мощной толщей светложелтых песчаников эолового происхождения. К концу триаса Южная Африка представляла собою пустыню с отдельными оазисами, в которых ютились последние представители фауны зверообразных рептилий, водные стегоцефалы и первые представители динозавров.

Общая мощность всех серий формации Каррoo колеблется от 7 до 4 тысяч м, с юга на север.

Последние отложения формации Каррoo прикрыты колоссальными покровами базальтов, излияние которых, относящееся к концу отложения серии Штормберг, превратило бо́льшую часть Южной Африки в безжизненную лавовую пустыню.

В Центральной Африке, в бассейне Конго находится обширная площадь отложений, совершенно сходных с формацией Каррoo. По площади и мощности пород массив континентальных отложений Конго немногим уступает огромному бассейну Каррoo. Местонахождения наземных позвоночных в бассейне Конго еще неизвестны, но, несомненно, будут обнаружены при более детальном изучении.

Отложения типа Каррoo известны еще во многих пунктах Западной и Восточной Африки. Из них отметим мощную свиту глинистых сланцев, известковистых глин и песчаников в округе Танганайка в Восточной Африке. В этой свите найдены местонахождения зверообразных рептилий, типичных для верхних свит серии Бофорт.

Вне Африки фауна зверообразных рептилий найдена в Австралии, Южной Америке, Индии, Индокитае, Центральной Азии и на Мадагаскаре. В Австралии, Индокитае и на Мадагаскаре местонахождения очень плохо изучены, и остатки животных найдены в виде отдельных, плохо определимых обломков.

В Южной Америке недавно открыты богатые местонахождения в округе Рио-Гранде до Суль в Бразилии. Здесь в светлосерых глинах и песчаниках, изобилующих окремнелыми стволами деревьев, найдены полные скелеты дицинодонтов и териодонтов, представленных формами гигантских размеров. Свита костеносных пород залегает в верхних частях континентальной толщи Рио до Расто, соответствующей песчаникам Мольтено в основании серии Штормберг формации Каррoo или ладинским слоям триаса. Таким образом, южноамериканская фауна принадлежит к последним стадиям развития зверообразных рептилий.

В красноцветной толще континентальных песчаников, мергелей и глин, развитой на северном склоне Тяньшаня близ гор. Урумчи в Синь-Цзяне, также найдены скелеты дицинодонтов, очень близкие к дицинодонтам верхов серии Бофорт в Южной Африке.

В Индии, в верхних частях огромной континентальной формации Гондваны, известны бедные местонахождения с фауной дицинодонтов, типичных для верхних частей свиты Бофорт. Гондванская формация Индии по характеру слагающих ее отложений и наличию ледниковых образований в базальных слоях очень близка к подробно описанной выше формации Каррoo.

Очень интересно, что нижнепермская свита гондванской формации Индии обладает местонахождениями наземных позвоночных (Кашмир). Однако фауна зверообразных рептилий в этих местонахождениях не найдена, и отсюда известны лишь нижнепермские амфибии — стегоцефалы, родственные формам красноцветной нижнепермской толщи Западной Европы.

Несмотря на разрозненность находок в перечисленных странах, очевидно, что южноафриканская фауна зверообразных рептилий была очень широко распространена в южном полушарии в пределах континентальных массивов Гондваны, вследствие чего она носит название гондванской фауны наземных позвоночных.

Не подлежит сомнению, что значительная прогрессивность гондванской фауны привела к ее широкому распространению в пределах огромной зоны умеренного климата после оледенения в южном полушарии. В этом отношении гондванская фауна как бы противостоит фауне рептилий Северной Америки, по всем данным обитавшей и распространявшейся в жарком поясе, хотя обе фауны и не синхроничны.

Известные в пределах Европейской части Союза верхнепермские наземные позвоночные также большей частью являются гондванскими формами. Однако, в противовес фаунам Южной Америки, Индии и других гондванских стран вне Африки, гондванская фауна СССР имеет, повидимому, свое специфическое развитие. Фауны зверообразных рептилий вне Африки все являются сравнительно поздними и легко могли возникнуть в процессе расселения многочисленной фауны Южной Африки в конце эпохи Бофорт.

В пределах Союза мы имеем ряд местонахождений фауны наземных позвоночных в полосе континентальных пермских отложений Восточного края Русской платформы.

После жаркого климата кунгурского века началось некоторое похолодание при оживлении эрозии в связи с поднятием Уральского хребта. Большое количество пресных вод, сбегавших с Уральского хребта, отложило толщу песчаников, конгломератов, мергелей и известковистых глин. Сероцветные породы перемежаются с красноцветными, многочисленные остатки растений образуют углистые слои. Обилие медных солей при денудации медных месторождений Урала обусловило проникновение всей толщи осадочными медными рудами, вследствие чего толща получила название медистых песчаников.

Остатки наземных позвоночных встречаются в песчаниках, конгломератах и рудных серых мергелях. Преобладают рептилии группы дейноцефалов, несколько более примитивные, чем в Южной Африке. Также известны представители котилозавров и аномодонтов (дицинодонтов). На свиту медистых песчаников налегают известково-мергелистые слои верхов казанского яруса, образовавшиеся при новом ослаблении эрозии. Выше залегает песчано-глинистая серия татарского яруса, являющаяся продуктом отложений больших рек и широких разливов тихих вод.

Местонахождения, подчас очень богатые, свойственны и этим верхним толщам.

Выше медистых песчаников, к типично гондванским формам, очень сходным с фауной Карроо, — парейазаврам, дицинодонтам и териодонтам, примешиваются весьма примитивные североамериканские формы мелких котилозавров и пеликозавров.

Во всех местонахождениях вместе с рептилиями присутствуют амфибии — стегоцефалы, являющиеся прямыми родственниками нижнепермских стегоцефалов красного лежня Западной Европы или даже нижнепермских красных слоев Северной Америки (Zygosaurus). Таким образом, в местонахождениях, известных на территории Европейской части СССР, мы имеем смесь гондванских форм, очень близких к южноафриканским с последними представителями североамериканской фауны рептилий и амфибий, т. е. переплетение последних стадий второго этапа развития наземных позвоночных с первыми стадиями третьего.

Подобно Южной Африке, на территории СССР гондванская фауна сразу появляется над мертвыми слоями в основании верхней перми. Наличие у нас весьма примитивных форм не дает возможности предположить миграцию фауны из Южной Африки в СССР. По степени примитивности фауна медистых песчаников и фауна базальных слоев серии Бофорт более или менее равноценны, что указывает на особый характер их появления, необъяснимый только миграциями.

Нужно отметить, что примитивные дейноцефалы медистых песчаников отчасти сходны с крупными пеликозаврами Северной Америки, т. е. как бы связывают верхнепермскую гондванскую фауну с нижнепермской северо-

американской. В то же время в нижних слоях серии Бофорт в Южной Африке находится большое количество примитивных форм, или совсем не найденных у нас (Anningiamorpha, Dromasauria), или выраженных менее примитивными сходными родами. Кроме того, многообразие фауны и колоссальные мощности отдельных серий в Южной Африке составляют существенные отличия от таковых в СССР. Суммарная мощность наших континентальных верхнепермских отложений с фауной наземных позвоночных всего около 1000 м.

Гондванские формы к концу верхней перми распространяются из пределов СССР все более на запад и в самом конце перми — начале триаса встречаются уже в Англии. Однако конец истории третьего этапа повсеместно выходит из палеозоя в мезозой и не подлежит рассмотрению в нашем обзоре.

Подведем итоги главным этапам развития наземных позвоночных в палеозое на нашей планете.

Девонские и нижнекарбоновые амфибии — первые насельники суши, еще очень тесно связанные с водой, локализуются на небольшом сравнительно участке. Гренландия и Англия по окраине древней суши Эрии — вот единственные в мире области, где известны местонахождения этих примитивных четвероногих. В верхнем карбоне — начале перми амфибии заселяют уже все пространство Северной Америки и Западной Европы, но сменяются в нижней перми новыми, более разнообразными типами стегоцефалов, которые входят в биоценозы второго и третьего этапов развития и расселяются уже почти по всему миру.

В начале перми в Северной Америке появляется разнообразная фауна примитивных рептилий. Местонахождения ее сосредоточены в типично континентальных осадках, образовавшихся в жарком климате. Эта фауна заселяет весь материк Северной Америки и вскоре появляется в Европе, в конечных стадиях своего развития достигнув Уральского хребта.

В середине перми в Южной Африке и, очевидно, в других участках суши южного полушария, а также в Европейской части СССР возникает многочисленная фауна гондванских зверообразных рептилий, жившая в условиях прохладного климата. Гондванская фауна расселяется по всему южному полушарию, значительной части Азии, а последние ее представители проникают в Западную Европу и Америку.

Таким образом, чем древнее этап развития наземных позвоночных, тем меньшее количество его местонахождений известно и тем меньшую площадь занимают ареалы распространения фауны.

Казалось бы, вопрос ясен — рассмотренные нами области, богатые местонахождениями наземных позвоночных — Гренландия с Англией, южная часть Северной Америки, Южная Африка, и представляют собою центры возникновения фауны каждого из трех этапов развития. Эти центры возникновения или центры формообразования послужили теми очагами, из которых были заселены огромные области распространения соответствующих фаун.

Естественно, что немногочисленная и примитивная карбоновая фауна первого этапа имеет наиболее узкий ареал распространения, следующая за ней нижнепермская фауна второго этапа—уже более широкий, и наиболее прогрессивная фауна зверообразных рептилий Гондваны — почти космополитическое распространение.

Однако при более детальном анализе имеющихся фактов оказывается, что вопрос значительно сложнее.

Прежде всего, во всех трех намечающихся центрах возникновения фауна почти во всем ее разнообразии появляется сразу в большом числе над мертвыми слоями, хотя бы и весьма сходными с костеносными.

Далее, почти все представители фауны наземных позвоночных в этих основных местонахождениях представляют собою довольно крупные и уже специализированные формы.

Следовательно, повсюду мы отмечаем появление фауны уже как бы в готовом виде — в большом числе разнообразных форм, так или иначе специализированных и не могущих быть прямыми предками фауны следующего этапа.

Несомненно, что до окончательного сформирования таких „готовых" фаун различные формы наземных позвоночных должны были существовать и развиваться в течение значительного промежутка времени.

Так, предковые формы девонских и нижнекарбоновых стегоцефалов должны были существовать еще в нижнем девоне или даже в верхах силура, первые примитивные представители нижнепермской фауны рептилий США—в нижнем карбоне, а родоначальные формы гондванской фауны, очевидно, сформировались в верхнем карбоне.

Внезапное появление уже сформированных фаун вполне подчиняется закономерности захоронения наземных позвоночных. Захороняется и доходит до нас лишь многочисленная фауна, обеспечивающая наличие концентраций животных остатков в благоприятных для сохранения их фациях. Остатки редкого населения рассеиваются по субаэральной поверхности и исчезают, или, будучи погребенными в больших массах осадков, не могут быть обнаружены нами при несовершенстве методов исследования.

Нетрудно видеть, что концентрация остатков наземных позвоночных палеозоя, представленных, главным образом, тяготеющими к воде формами, может быть вызвана неблагоприятными условиями существования, т. е. условиями, влекущими за собой исчезновение фауны.

Так, остатки амфибий и рептилий в нижней перми США и Западной Европы, равно как и в верхней перми СССР, концентрируются в линзах угленосных или сероцветных слоев в красноцветных толщах.

Очевидно, что эти местонахождения представляют собою временные оазисы среди неблагоприятной обстановки, где фауна концентрировалась и затем при исчезновении бассейнов массами погибала.

Карбоновые местонахождения Англии приурочены к кровле отдельных угольных линз, залегающих в континентальных или лагунных образованиях. И в этом случае залитые водою понижения почвы в каменноугольных лесах служили местом обитания карбоновых амфибий, которые концентрировались здесь и затем быстро погибали вследствие заноса бассейна речным песком или илом при наступлении моря.

Исключение составляют рассеянные, но весьма многочисленные местонахождения гондванской фауны в бассейне Карроо в Южной Африке. Здесь мы имеем единственные в мире условия для полного захоронения фауны. Огромная котловина Карроо была местом обитания многочисленной фауны и в то же время в очень продолжительный промежуток времени областью накопления континентальных осадков. Поэтому в Южной Африке в очень мощных континентальных толщах захоронена почти полностью фауна за большой промежуток ее развития, и мы можем проследить шаг за шагом изменения ряда форм в процессе эволюции.

Во всех других „центрах развития" такой полной картины мы не имеем, и эволюция каждой данной фауны в отдельности не может быть прослежена на значительный отрезок времени.

Как правило, каждое отдельное местонахождение принадлежит весьма короткому отрезку времени. Вмещающие породы, как выше, так и нижележащие, всегда мертвые.

Закономерности захоронения, определяя отрывочный характер сведений о возникновении и развитии фауны палеозойских четвероногих, еще в большей степени влияют на документы географического распространения животных.

В процессах изменения земной коры при денудации больших материковых площадей очень большое количество отложений вместе с заключенной в них фауной разрушается и исчезает. Другие участки погружаются в воды моря или покрываются мощными толщами последующих осадков, становясь недоступными для исследования.

Поэтому из когда-то существовавшей площади континентальных отложений верхнего палеозоя нам известны лишь разрозненные обрывки.

С этой точки зрения рассмотренные нами „центры возникновения" представляют собою отдельные фаунистически охарактеризованные островки среди моря неизвестности, островки, географическое расположение которых не более чем случайно.

В самом деле, если центр возникновения нижнепермской фауны рептилий находился в Северной Америке, то почему в синхроничных отложениях Двика в Южной Африке мы находим даже более высокоорганизованных рептилий — мезозавров? Если центром возникновения гондванской фауны была Южная Африка, то почему в Европейской части СССР имеются дейноцефалы более примитивные, чем дейноцефалы Южной Африки, и, наоборот, другие формы, как Anningia, также родственные североамериканским формам, имеются в Южной Африке и отсутствуют в СССР?

В верхней перми СССР встречаются стегоцефалы группы Dissorophidae и рептилии — сеймурии, очень характерные для нижней перми Северной Америки и полностью отсутствующие в Западной Европе. Подобных примеров можно привести значительно больше.

Указанные вопросы свидетельствуют, что процессы развития фауны наземных позвоночных в палеозое и географическое распространение фаун на самом деле были гораздо более сложными, чем это представляется нам теперь.

Страны южного полушария еще очень плохо исследованы геологически, и можно наверняка предположить, что последующее изучение обнаружит ряд новых местонахождений.

Однако в то же время несомненно, что первые рептилии развились в областях с теплым и влажным климатом, где предки их стегоцефалы могли постепенно превратиться во вполне наземных рептилий. Наличие мощного пояса оледенения в эпоху верхнего карбона почти во всех странах южного полушария и Южной Азии, впоследствии послужившее стимулом для эволюции зверообразных рептилий, должно было воспрепятствовать развитию и размножению древнейших верхнекарбоновых рептилий. Можно с большой долей вероятности предположить, что холодный пояс южного полушария, охватывающий как раз все современные материки, должен быть чрезвычайно беден местонахождениями древнейшей фауны рептилий или вообще не имеет таковых, так как в неблагоприятных условиях только-что развивающаяся фауна не могла быть многочисленной и образовать концентрации. С другой стороны, как наличие мезозавров в нижнепермских отложениях Южной Африки и Южной Америки, так и обязательное присутствие тех форм, из которых впоследствии развилась многочисленная гондванская фауна, с несомненностью указывают, что распространение верхнекарбоновых и нижнепермских рептилий было чрезвычайно широким. В прилегающих к холодному поясу южного полушария областях обитали разнообразные, но редкие формы рептилий, пока еще неизвестные. В отношении распространения и развития стегоцефалов нужно указать, что в нижнепермских отложениях гондванской формации Кашмира в Индии мы имеем местонахождения нижнепермских стегоцефалов, по степени эволюционного развития даже более примитивных, чем стегоцефалы базальных слоев нижней перми (основание красного лежня) Западной Европы. Это обстоятельство показывает, что действительное распространение стегоцефалов также не соответствует кажущемуся и что уже в эпоху нижней перми стегоцефалы занимали громадный ареал.

Все вышеизложенное приводит нас к необходимости признать, что все крупнейшие известные фауны древнейших четвероногих имеют, во-первых, весьма глубокие геологически „корни" и, во-вторых, являются лишь небольшими обрывками огромных площадей обитания.

Весьма вероятно, что первоначальное возникновение фауны рептилий имело место в теплом северном полушарии, так как в южном господство-

вал холодный климат. Возникновение фауны амфибий вообще гораздо менее ясно, так как еще в верхнем карбоне мы наблюдаем сравнительно узкую локализацию местонахождений и резкое расширение ареала к началу перми.

Проведенный нами обзор важнейших местонахождений показывает, что отсутствуют весьма важные сведения о развитии и распространении форм палеозойских амфибий и рептилий. С одной стороны, неизвестен целый ряд форм, связующих отдельные фаунистические комплексы во времени, с другой — мы не знаем очень больших континентальных площадей, связующих различные географические комплексы форм. Естественно, что эти площади должны быть сосредоточенными в северном полушарии, но в то же время должны охватывать очень большую часть земной поверхности для того, чтобы обеспечить вселение верхнекарбоновых и нижнепермских форм в южное полушарие сразу на том громадном протяжении, какое наблюдается в действительности. Понятно, что континентальные отложения Северной Америки и Западной Европы не могут удовлетворить нас в поисках перечисленных сведений.

В данном случае совершенно особенное внимание привлекает область огромного северного континента Ангариды, палеозойские отложения которого занимают колоссальные площади нашей Сибири. Эти отложения еще весьма неполно исследованы, и мы можем лишь отметить важнейшие районы распространения фаций, благоприятных для захоронения остатков наземных позвоночных.

В западной части Восточного Саяна в бассейне р. Кизир известны мощные континентальные девонские отложения. В нижней свите наблюдается переслаивание красных, серых и бурых песчаников с косой слоистостью и красноватых конгломератов. В верхних слоях залегают серые песчаники с остатками древовидных наземных растений. Мощность свиты около 1000 м. Верхняя свита Саянского девона приблизительно той же мощности, сложена также конгломератами и песчаниками. Отмечается преобладание песчаников. В свите имеется несколько слоев с остатками крупных наземных растений.

Еще более мощные красноцветные девонские отложения занимают область Минусинской котловины и смежных районов (Урянхайская котловина, Западный Саян). Нижнедевонские отложения представлены толщей желтых грубозернистых песчаников, конгломератов, глинистых сланцев и известняков, перемежающихся в нижних слоях с покровом эффузивных пород и их туфов.

Верхи нижнего и часть среднего девона сложены мергелистыми и песчанистым известняками с морской фауной. В этой свите встречаются прослои зеленоватых окварцованных песчаников с остатками растений и панцырных рыб, прикрываемых известняками с морской фауной.

На морские слои среднего девона с о г л а с н о налегает огромной мощности красноцветная толща верхнего девона, сложенная красными, бурыми и зеленоватыми, реже серыми и желтыми песчаниками, глинами, мергелями и песчанистыми известняками. Преобладают красные железистые песчаники с косой слоистостью, а также красные глины и мергели.

Среди красноцветных пород наблюдаются прослои шоколадных или красно-бурых песчаников и мергелей с остатками панцырных рыб. Известны настоящие костеносные брекчии (оз. Кизыл-Куль). Песчаники богаты солями кальция, магния и натрия. Нередки прослои с богатой наземной флорой. Мощность нижнего девона около 1500 м, среднего 300 м и верхней красноцветной толщи свыше 2000 м.

Сходные красноцветные осадки верхнего девона известны также в северном конце Кузнецкого Алатау и в отдельных участках Киргизской степи. В последней имеются также красноцветные отложения нижнедевонского возраста. Вся эта группа отложений является островными образованиями среди отложений мелкого моря.

Континентальные отложения нижнего карбона в ряде пунктов тесно связаны с верхней девонской красноцветной толщей, как, например, в пределах Минусинского края, где они известны под названием минусинской свиты, и в Киргизской степи.

В Минусинской котловине залегает мощная толща темных и красноватых слоистых песчаников и глинистых сланцев с прослоями известняков. Выше согласно залегают желтые, серые и зеленоватые пески и песчаники со стволами деревьев (Knorria, Lepidodendron). Верхние слои представлены красными и зеленоватыми глинистыми сланцами, мергелями и известняками. Общая мощность толщи свиты 1000 м.

В Сидо-Эрбинской котловине нижний карбон сложен желтыми, серыми и зелеными песчаниками со стволами Knorria, темными глинистыми сланцами и кремнистыми известняками.

К западу у озера Черного отложения минусинской свиты представлены желтыми, светлосерыми, бурыми и серо-зелеными песчаниками, голубоватыми сланцеватыми глинами, мергелями и темносерыми известняками. Напластование беспорядочное, отдельные слои выклиниваются и переходят друг в друга, песчаники содержат мелкие линзы глин и мергелей. Местами в песчаниках находятся многочисленные стволы Knorria. Мощность черноозерской толщи около 400 м. Базальные слои ее — темносерые грубозернистые песчаники—представляют уже переход к верхнему девону.

В Ачинском округе близ дер. Изыкчул и в других пунктах в нижнекарбоновых светложелтых глинистых сланцеватых сильтстонах и серых и зеленоватых мергелях известны богатые местонахождения остатков рыб группы Palaeoniscidae. Выше залегают массивные желтые песчаники со стволами Knorria.

В пределах Кузнецкого бассейна нижний карбон представлен морскими отложениями, среди которых имеются небольшие участки континентальных осадков. Весьма интересно указание на наличие в мергелях р. Н. Терси согласно залегающих на красных песчаниках верхнего девона редких остатков древнейших амфибий группы Embolomeri (Толмачев).

В Киргизской степи известны мощные континентальные отложения нижнего карбона. В Карагандинском районе и бассейне р. Нуры на известняковой свите с морской фауной турнэ залегает мощная толща (около 1000 м) серых песчаников с прослоями мергелей с морской фауной, на которой залегают желтые и серые песчаники, конгломераты и мергели с прослоями угля. Встречаются большие стволы деревьев и большое количество растительных отпечатков.

В Кокчетавском районе свита красных и серых песчаников, глинистых и углистых сланцев с прослоями угля залегает на известняках и песчаниках с морской фауной также турнэйского возраста. В свите наблюдаются отдельные прослои мергелей и известняков с морской фауной.

В горах Улутау среди известняков с морской фауной нижнего карбона залегают серые песчаники и железистые глинистые и углистые сланцы, образуя свиту небольшой мощности.

Южная часть Бед-Пак Далы также обладает континентальными нижнекарбоновыми образованиями. Мощная свита сероцветных мергелей, известняков и песчаников с морской фауной низов визэ в восточной части Голодной Степи переслаивается с красноцветными песчаниками и конгломератами со стволами деревьев.

Континентальные отложения верхнего карбона Сибири неразрывно связаны с такими же отложениями нижней, а местами и верхней перми. Эта группа отложений характеризуется широчайшим распространением и покрывает огромные пространства, из которых мы рассмотрели только важнейшие участки.

В Минусинской впадине на континентальный нижний карбон, рассмотренный нами выше, согласно налегает продуктивная угленосная толща, распадающаяся на 5 свит, общей мощностью около 1500 м.

Нижние части толщи образованы темными глинистыми сланцами, серыми и желтыми грубыми песчаниками с конгломератами и углистыми сланцами с растительными остатками. Пласты угля сравнительно небольшой мощности, но многочисленны. В средней части толщи залегает свита темных, сильно железистых глинистых сланцев с прослоями светлосерых песчаников и сферосидеритов и с многочисленными растительными остатками, без углей.

Верхняя часть продуктивной толщи представлена преимущественно сероцветными песчаниками и желто-серыми глинистыми сланцами с пластами угля. Выше залегает конгломерат с прослоями грубозернистого песчаника с косой слоистостью и прослойками угля, аналогичный нижнему конгломерату в базальных слоях толщи.

Породы быстро меняют свой состав и мощность по простиранию.

Сходные отложения известны в отдельной мульде близ с. Аскызского и состоят из песчаников, сланцев и конгломератов с прослоями угля.

Возраст продуктивной толщи Минусинской впадины определяется как верхний карбон — нижняя пермь.

Значительно более мощные отложения залегают в огромной впадине Кузнецкого бассейна.

Выше базальных конгломератов залегают чрезвычайно мощные серии песчаников, глинистых и песчано-глинистых сланцев, аргиллатов с прослоями углей и углистых сланцев, а также серых и бурых битуминозных мергелей.

Преобладают серые, темносерые, желтоватые и зеленоватые цвета пород. Песчаники, главным образом, аркозовые, разной степени зернистости; встречаются туфогенные песчаники и своеобразные конгломераты с гальками из угля. Косая слоистость в породах весьма распространена так же, как и быстрые фациальные переходы по простиранию.

Местами встречаются прослои глинистых железняков и сферосидеритов. Вся продуктивная толща Кузнецкого бассейна распадается на 6 свит, общей мощностью свыше 10 000 м. Из них нижняя (острогская) около 500 м мощности относится к верхнему карбону, следующая (анжерская), мощностью около 3000 м, к нижней перми, третья и четвертая — безугольная и кольчугинская свиты принадлежат к верхней перми, обладая мощностью свыше 6000 м. Верхние две свиты относятся уже к триасу и юре. Возраст, как отдельных свит, так и всей толщи нельзя считать точно установленным.

В нижних частях продуктивной толщи преобладают песчанистые породы, выше отмечается преобладание глинистых — и так несколько раз, периодически сменяясь вверх по стратиграфической вертикали.

В различных свитах известны находки остатков пресноводных рыб и насекомых, а также обильные отпечатки растений и обломки древесных пород.

На правом берегу р. Томи, в песчаниках нижнего отдела безугольной свиты у дер. Шавель найден зуб хищной зверообразной рептилии группы Theriodontia. Весьма часто встречаются раковины пресноводных моллюсков — антракозид и остатки ракообразных.

Тунгусский бассейн континентальных угленосных отложений простирается к востоку от нижнего течения Енисея до бассейна Вилюя и верховий Оленека. На севере отложения Тунгусской толщи доходят до Северной Земли, будучи широко распространенными на Таймыре, к югу заходят за р. Ангару. Самый Тунгусский бассейн располагается в пределах Среднесибирской платформы — древнего континентального щита, по своей истории весьма сходного с южноафриканским кристаллическим массивом.

Область Тунгусского бассейна охватывает бассейны р. Верхнего Вилюя, Чаны, Курейки и Хатанги, различные части бассейнов всех трех Тунгусок — Верхней (Ангары), Средней (Подкаменной) и Нижней, и, наконец, бассейн р. Кана, доходя до Восточного Саяна.

Верхнепалеозойские континентальные отложения Тунгусского бассейна слагают тунгусскую свиту общей мощностью во всяком случае более 1000 м. Первоначальная мощность свиты была гораздо больше, но верхние части уничтожены продолжительным размывом, длившимся с мезозоя.

Эта свита занимает всю площадь бассейна — около 800 000 кв. км, за исключением участков, покрытых излияниями базальтов — траппов.

Свита распадается на две толщи — продуктивную песчано-глинистую и туфогеновую, приблизительно равной мощности.

Продуктивная толща в основном сложена светло- и темно-серыми, иногда желтыми рыхлыми песчаниками и песками, переслаивающимися с серыми и черными углистыми глинами и глинистыми сланцами с прослоями угля. Песчаники в подавляющем количестве полевошпатовые с примесью очень мелкой гальки осадочных пород, нередко известковистые.

Глины и сланцы обычно залегают в кровле и почве угольных пластов. Последние иногда бывают очень мощными и по большей части автохтонного происхождения.

В нижних горизонтах толщи залегают тонкие пласты или конкреции глинистых железняков, приуроченные к кровле угольных пластов.

Состав песчаников в южной части бассейна указывает на отложение местного материала в небольших водоемах на суше.

В южной части бассейна по р. Ангаре в нижних слоях свиты залегают, главным образом, песчаники, обогащенные кальцитом и содержащие линзы фиолетовых известняков. Выше залегают глины, угли и конгломераты с сидеритом. На Подкаменной Тунгуске угли залегают в песчаниках основания свиты с прослоями глинистых железняков. Иногда прямо на силуре лежат глины с железняками и остатками пресноводных беспозвоночных.

В низовьях Нижней Тунгуски продуктивная толща представлена темносерыми, почти черными, иногда голубоватыми песчаниками. Песчаники аркозовые, часто с косой слоистостью, иногда известковистые, и переслаиваются с темносерыми или черными аргиллитами или известковистыми глинами. В песчаниках нижних горизонтов встречены стволы Lepidodendron.

В области р. Енисея свита метаморфизована и носит характер морских отложений. Здесь найдена фауна морских беспозвоночных верхнекарбонового типа. Прослои с морской фауной залегают в желтых песчаниках с остатками рыб и отпечатками древесных стволов.

Туфогеновая толща залегает отдельными пятнами в центральной части бассейна, перемежаясь с такими же отдельными площадями, занятыми продуктивной толщей, и слагает верхнюю часть тунгусской свиты.

Эта толща сложена туфами, туффитами, брекчиями и песчаниками с обломками и вулканическими бомбами траппов. В туффитах часто встречаются обломки песчаников и глин продуктивной толщи с остатками растений и обугленными стволами. Песчаники залегают в туффитах в виде линз разной величины, с крайне беспорядочным напластованием.

Нижние горизонты туфогенной толщи показывают постепенный переход к продуктивной.

Вопрос о возрасте тунгусской свиты еще далек от окончательного разрешения. В настоящее время принимается, что процесс отложения свиты происходил в период от конца карбона до верхней перми.

На Таймыре известен лишь нижний отдел тунгусской свиты — продуктивная толща, которая в восточной части хребта Бырранга, повидимому, лишена угля, и представляет, таким образом, особую фацию.

Кроме рассмотренных выше основных палеозойских континентальных бассейнов, ряд пунктов с мощными континентальными осадками известен в пределах Киргизской степи.

В хребте Саур на р. Кендерлык обнаружена угленосная толща мощностью свыше 1500 м. Толща распадается на два отдела приблизительно равной мощности. Нижний слагается из песчаников, конгломератов, глинистых и углистых сланцев с пропластками угля, ракушнякового извест-

лава и вулканического пепла. В основании нижнего отдела залегает грубый конгломерат из несортированного материала, принимаемый за ледниковое образование — тиллит. В тиллите встречены окремнелые стволы Dadoxylon. Выше тиллита лежит покров белого порфира. В залегающих выше песчаниках и сланцах часты прослои туфа и туффитов.

В нижних слоях нижнего отдела найдено большое количество остатков растений, рыбы типа Acrolepis и множество остракод и антракозид.

Верхний отдел состоит из серых и желтых песчаников, мелких конгломератов и глинистых сланцев с многочисленными прослойками и пластами угля. В песчаниках часто встречаются стволы и ветви Dadoxylon.

Возраст кендерлыкской толщи верхний карбон — нижняя пермь.

Несколько более древней представляется угленосная толща Экибастузского района, залегающая на мощных известняках с морской фауной.

Продуктивная толща мощностью свыше 500 м состоит из трех свит. Нижняя представлена бурыми и зеленовато-серыми железистыми и глинистыми песчаниками, плотными темносерыми, иногда углистыми глинами. В песчаниках встречена морская фауна. Средняя свита состоит из глинистых сланцев, серых и темносерых глинистых и углистых песчаников, сланцеватых глин и мелких конгломератов с растительными остатками и пластами угля. Верхняя свита сложена светло- и темносерыми сланцеватыми глинами, на которых залегают рыхлые слоистые песчаники с прослоями углей и глин. В нижних глинах находятся многочисленные отпечатки растений.

В Прииртышских угольных местонахождениях Семипалатинского района угленосная толща представлена глинистыми песчаниками, переслаивающимися с глинистыми сланцами с прослоями угля. В основании толщи залегают граувакковые песчаники и базальный конгломерат, трансгрессирующий на нижний карбон. По возрасту угленосная толща Семипалатинского района может принадлежать нижней перми.

Также основанию перми принадлежит, повидимому, континентальная толща в бассейне р. Аягуз в хребте Акчатау, состоящая из конгломератов, красноватых и желтых сильно железистых песчаников со стволами деревьев, глинистых сланцев и туфов.

К периоду времени от верхнего карбона до середины перми принадлежат еще континентальные угленосные толщи месторождений Куу-Чеку и Бес-Тюбе.

Бросим теперь взгляд на историю различных областей Ангарского материка в верхнем палеозое, отраженную в рассмотренных нами континентальных толщах.

В эпоху нижнего девона Минусинская впадина была сильно вулканическою областью суши с озерами и лагунами, в которых накоплялись грубые осадки. В Восточном Саяне в это же время существовали также прибрежные озера или мелкие морские бухты поблизости от каледонских возвышенностей.

В среднем девоне произошла кратковременная трансгрессия моря, затем море отступило, и в течение долгого периода от середины до конца девона вся область была ареной накопления континентальных осадков в условиях жаркого климата.

Богатая флора и характер осадочных пород указывают на наличие большого количества континентальных вод.

К югу в Урянхайской котловине континентальная обстановка существовала на всем протяжении девона, повидимому, не прерываясь морской трансгрессией.

С наступлением карбона в Сибири происходит изменение климатических условий.

В Минусинской котловине еще некоторое время продолжает существовать жаркий и сухой климат, отраженный в красноцветных породах базальных горизонтов нижнего карбона, но затем повсеместно цвета пород

приобретают серые, зеленоватые и желтые оттенки, резко преобладающие. Появление в ряде пунктов угольных горизонтов дополняет общую картину увлажнения климата и широкого распространения наземной растительности. К началу перми море отступает, и почти по всей Сибири воцаряется континентальная обстановка. Исключение составляют крайние восточные области.

В эпоху нижнего карбона некоторая трансгрессия моря затопила бо́льшую часть Среднесибирской платформы, Урянхайскую котловину, Кузнецкий бассейн и бо́льшую часть Киргизской степи, причем в последних областях море существовало уже в девоне, и в карбоне, главным образом, углубилось.

В Минусинской впадине море отсутствовало, и в нижнем карбоне здесь мы имеем ряд больших озер, в которых отлагались песчанистые осадки. Растительные остатки рассеивались в песчаных массах и не образовали угольных слоев.

В верхнем карбоне и нижней перми интенсивность накопления осадков оставалась попрежнему значительной, но благодаря периодическому заболачиванию озер и низменностей возникли многочисленные угольные пласты.

Кузнецкий бассейн после нижнего карбона, повидимому, еще долго оставался занятой морем впадиной. В начале образования продуктивной толщи с окружающих возвышенностей в котловину сносились массы осадков континентального типа. Эти осадки вызвали быстрое обмеление бассейна, и на границе перми и карбона Кузнецкий бассейн обращается в лагуну с большими участками заболоченной суши. Дельты впадающих рек также временами покрывались растительностью и давали начало угольным напластованиям.

К верхней перми, вследствие нового и сильного опускания, обмелевшая лагуна снова превращается в озеро, а затем опять заполняется осадками. Болота и дельты разделяют озеро на сеть отдельных небольших бассейнов, периодически затопляемых.

В пределах Тунгусского бассейна в верхнем карбоне море постепенно превратилось в обширное пресноводное озеро с отдельными участками суши среди него. В нижней перми значительная часть Тунгусского бассейна представляла собою обширную заболоченную низменность с целой сетью озер, поросшую лесами и пересеченную многочисленными реками.

После нижней перми сильные разломы и сбросы сопровождались излиянием базальтов — траппов. В эту вулканическую эпоху происходило отложение туфогенной толщи, частично смытой последующей денудацией вместе с возможно залегавшими на ней более молодыми осадками конца палеозоя и начала мезозоя.

В Киргизской степи среди нижнекарбонового моря существовали отдельные острова, на поверхности которых шла энергичная эрозия, и реки отлагали в прибрежных бухтах значительные толщи континентальных осадков. В эпоху визэ во многих местах на месте моря возникли новые участки суши с лагунами, озерами и болотами, с обильной растительностью. В верхнем карбоне и нижней перми Киргизская степь представляла собою сушу с отдельными крупными пресноводными бассейнами и заболоченными низменностями.

Находка тиллитоподобных образований в хребте Саур указывает на возможное наличие местами высоких поднятий, покрытых горного типа ледниками.

Таким образом, в пределах Сибири в течение верхнего палеозоя мы видим обширное развитие разнообразных континентальных обстановок. Верхнедевонские, связанные с нижним карбоном, отложения Минусинской впадины во многом аналогичны отложениям Восточной Гренландии, в которых найдены остатки первых наземным позвоночных.

Угленосные толщи нижнего карбона в Киргизской степи весьма сходны

по условиям своего образования с нижнекарбоновыми местонахождениями древнейших стегоцефалов Англии.

Продуктивные толщи Минусинской впадины и нижние части угленосных свит Кузнецкого бассейна в ряде пунктов повторяют условия образования пенсильванских местонахождений стегоцефалов Северной Америки и верхнекарбоновых костеносных слоев Англии.

На границе нижней перми и карбона, а также в нижней перми существовали физико-географические обстановки, совершенно подобные нижнепермским красным слоям Техаса, Нью-Мексико и Оклахомы в Северной Америке.

В Киргизской степи и Кузнецком бассейне нижнепермские отложения так же, как в Северной Америке, тесно связаны с угленосными толщами и отличаются от богатых остатками позвоночных красноцветных фаций Техаса лишь более влажными климатическими условиями осаждения.

Широко распространенные нижнепермские отложения Тунгусского бассейна резко отличаются от красноцветных свит нижней перми Западной Европы, но чрезвычайно сходны с отложениями серии Экка в Южной Африке. Отличие тунгусских отложений от серии Экка состоит в том, что первые отлагались, несомненно, в условиях более теплого климата.

Равным образом анжерская свита Кузнецкого бассейна и южные фации Тунгусского весьма близки по своему характеру к кашмирской свите гондванской формации в Индии.

Подведем итоги.

Большое количество пресных вод и близость лагун с фауной панцирных рыб в Сибирском девоне в условиях жаркого климата представляют прекрасную обстановку для развития и обитания первых выходцев на сушу — девонских стегоцефалов.

Участки нижнекарбонового моря в Киргизской степи, частью, может быть, в Кузнецком бассейне, переплетающиеся с дельтами и тропическими лесными болотами, являются точным повторением среды обитания и развития нижнекарбоновых амфибий группы Embolomeri Англии.

Влажные леса и низменности, связанные с целой сетью континентальных потоков, осуществляющие серию переходов от пресноводных условий обитания к сухопутному существованию, представляют идеальную среду для возникновения и развития фауны примитивных рептилий.

Именно в этой обстановке отлагались продуктивные угленосные толщи конца карбона и нижней перми в Минусинской впадине, Кузнецком бассейне, Тунгусском бассейне и Киргизской степи.

Представляется вполне вероятным, что в пределах Сибири происходило развитие целого ряда форм наземных позвоночных и что именно здесь произошло расселение нижнепермских рептилий, с одной стороны, в Гондвану и, с другой — на окраину Русской платформы.

Во всяком случае большие материковые площади с очень благоприятными для наземной жизни обстановками не могли не быть заселенными наземной фауной позвоночных, к концу карбона проникшей в самые различные области земного шара.

Во многих фациях континентального палеозоя Сибири мы наблюдаем быстрое отложение осадков, что чрезвычайно благоприятно для захоронения остатков наземной фауны.

Из вышеизложенного обзора явствует, насколько значительным для важнейших вопросов палеонтологии древнейших наземных позвоночных является нахождение в пределах Сибири остатков палеозойских амфибий и рептилий.

Находки амфибий в нижней перми Индии и мезозавров в основании перми в южных странах определенно указывают на широкое расселение древних форм, которое не могло не захватить Ангариды.

Однако долгое существование и широкое развитие континентальных обстановок в Сибири позволяет с большой долей вероятности предполо-

жить, что Сибирь являлась ареной не только временного обитания, но и областью эволюции многих форм амфибий и рептилий.

В случае обнаружения нижнекарбоновой фауны стегоцефалов или даже верхнекарбоновой, в совершенно ином свете предстанет вопрос о центрах развития древнейших позвоночных вообще.

Нахождение девонских амфибий позволит установить основные стадии эволюции от рыб до четвероногих и, возможно, приведет к открытию еще более примитивных, близких к рыбам форм.

Для изучения дальнейших ступеней развития амфибий очень важно открытие их остатков в нижнем карбоне Минусинской впадины — слоях более древних, чем нижнекарбоновые местонахождения амфибий Англии.

Наконец, любая находка определимых остатков рептилий в карбоно-пермских отложениях Кузбасса, Тунгусского бассейна или Минусинской впадины, несомненно, даст нам совершенно новые формы, связующие гондванскую и северо-американскую фауны рептилий и раскрывающие загадки их внезапного появления и развития.

Несколько меньший интерес представляют находки наземных позвоночных в верхнепермских свитах типа безугольной Кузбасса. Здесь нужно ожидать обычных гондванских форм зверообразных рептилий, которые к концу перми обитали в пределах Западного Китая, с одной стороны, и Южного Урала — с другой. Поэтому совершенно естественным будет их нахождение в промежуточной области Кузбасса.

Таковы перспективы и значение находок наземных позвоночных в палеозойских континентальных бассейнах Сибири. С тем большим прискорбием приходится констатировать, что до сих пор мы не знаем ни одной мало-мальски достоверной находки на всем обширном пространстве сибирских бассейнов.

За исключением сомнительных обломков, отнесенных к представителю эмболомерных амфибий Anthracosaurus из нижнего карбона Кузбасса и зуба хищного териодонта из безугольной свиты того же бассейна, ничто не говорит нам о наличии фауны палеозойских четвероногих.

Но значит ли это, что поиски и вообще надежды на открытие хорошо сохранившихся скелетных частей в сибирских палеозойских бассейнах бесплодны, что остатки эти вообще отсутствуют?

Для решения этого вопроса обратимся к истории открытия фауны наземных позвоночных в Европейской части СССР и к закономерностям захоронения.

В настоящее время в пределах восточного края Русской платформы, на территории несравненно меньшей, чем хотя бы Тунгусский бассейн, известно свыше 40 местонахождений пермских наземных позвоночных, из которых некоторые представляют собой колоссальные скопления остатков амфибий или рептилий.

До развития геологических и палеонтологических работ при Советской власти было известно всего 5 местонахождений. Из этих пяти два были открыты путем упорных и систематических поисков проф. В. П. Амалицкого в самом конце XIX века. До этого периода было известно всего 3 местонахождения — Каргалинские, Уфимские и Вятские медные рудники, где случайно пласты меденосных пород являются в то же время костеносными слоями.

Множество мелких рудников вскрыло пермские континентальные отложения в целом ряде пунктов, и часть из них неизбежно наткнулась на костеносные участки. При ручной разборке руды остатки крупных рептилий, естественно, обратили на себя внимание и в виде разрозненных обломков поступили в фонды палеонтологии позвоночных.

Многие, иногда чрезвычайно богатые местонахождения были открыты в пунктах, десятки раз посещенных исследователями, благодаря научно обоснованным систематическим поискам.

Малая изученность сибирских палеозойских бассейнов и является

главнейшей причиной отсутствия находок фауны позвоночных. Чем более детальны будут исследования тех или иных выходов континентальных толщ, тем большее количество местонахождений будет обнаруживаться из года в год.

Совершенно необходимо, чтобы геологи, производящие исследования в соответственных районах, уделяли особое внимание осмотру благоприятных для захоронения фаций, подобных описанным выше при рассмотрении важнейших местонахождений. Результаты таких обследований, выраженные в находках фауны, будут иметь большое значение не только для палеонтологии позвоночных, но и для разработки более точной стратиграфии континентальных образований.

Другой причиной, обусловившей отсутствие находок наземных позвоночных в Сибири, являются особенности фациальных условий захоронения фауны. Выше мы видели, что наиболее частые концентрации животных остатков приурочены к красноцветным толщам, неблагоприятные условия отложения которых привели к скучиванию фауны в небольших участках и затем к массовой гибели ее.

Особенно яркий пример мы имеем в красноцветных отложениях Техаса, переплетающихся с сероцветными угленосными осадками. Несомненно, что главная масса фауны обитала в области отложения серых пород, но концентрировалась и гибла именно в области отложения красных слоев, где образовались самые богатые местонахождения.

Сходные условия существовали в ряде местонахождений красного лежня Западной Европы, а также верхнепермских отложений Европейской части Союза.

В пределах Сибири, вследствие влажности палеозойского климата, мы не имеем красноцветных толщ в конце карбона и начале перми. Поэтому мы не можем надеяться на наличие больших концентраций остатков наземных позвоночных, дающих в осыпях заметное количество костей и легко обнаруживаемых при исследованиях.

Главнейшим типом сибирских местонахождений должны быть так называемые рассеянные местонахождения, в которых скелеты или отдельные кости погребены в массе породы (главным образом рыхлых песчаниках) и разбросаны там и сям по площади костеносной линзы, перемежаясь с пустыми участками. Породы последних часто не отличимы от вмещающих мертвых пород. Местонахождения этого типа дают в осыпях лишь очень редкие и мелкие обломки костей и при невнимательном исследовании всегда пропускаются. Редкость костей в самом костеносном пласту приводит к тому, что в огромном большинстве случаев, непосредственно в выходах костеносных пластов, в обнажении отсутствуют всякие признаки костей.

Благодаря правильно поставленным раскопкам из таких рассеянных местонахождений в Европейской части СССР за последние годы нами извлечены полные скелеты рептилий и амфибий превосходной сохранности. Из открытых за последние годы на Русской платформе местонахождений многие принадлежат к этому типу и залегают в толщах однообразных мергелей и песчаников, вне красноцветных фаций. Обнаружение рассеянных местонахождений произошло в результате многократных поисков, сопровождавшихся пробными раскопками.

Может возникнуть вопрос, почему за поисками нижнепермской фауны не обратиться к нижней перми Европейской части Союза, где мы имеем связанные с карбоном нижнепермские красноцветные фации Донбасса, несомненно лучше исследованные?

Но в случае находок нижнепермских позвоночных в нижней перми Донбасса, которые, кстати сказать, вполне вероятны, мы будем иметь дело лишь с дальнейшим восточным продолжением ареала обитания западноевропейской фауны низов красного лежня. Красноцветные толщи Донбасса по всем условиям своего образования и географического располо-

жения представляют полную аналогию с соответственными местонахождениями Западной Европы.

Обширная же область континента Ангариды уже с конца девона обладает своей специфической историей развития, отличной от истории Западной Европы и Северной Америки и благоприятствующей развитию фауны наземных позвоночных.

Палеозойская фауна амфибий и рептилий Ангариды также должна быть весьма своеобразной и возможно родоначальной для ряда фаунистических комплексов южного полушария и СССР.

Сказанное с достаточной ясностью обрисовывает все значение открытия палеонтологических документов, хранящихся в континентальных толщах палеозойских бассейнов Сибири и пока еще неизвестных.

Палеонтологический институт
Академия Наук СССР
Москва

Поступило 20. XI. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Бубнов С., Геология Европы, т. II, 1935.
[2] Ефремов И. А., О развитии пермской фауны Tetrapoda СССР, Изв. АН СССР, биолог. сер. № 2, 1939.
[3] Обручев В. А., Геология Сибири, т. III, Неопалеозой, Москва 1937.
[4] Обручев С. В., Тунгусский бассейн, Труды Всес.-геол. разв. объедин., вып. 178, 1933.
[5] Arldt Th., Handbuch der Palaeogeographie, B. II., Berlin 1921.
[6] Case E. C., The permo-carboniferous Red-Beds of North America and their Vertebrate fauna, Publ. Carnegie Institution, № 207, Washington 1915.
[7] Dannenberg A., Geologie der Steinkohlenlager, B. II, Berlin 1935.
[8] David T. W. E. and Süssmilch C. A., Upper Palaeozoic of Australia, Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 42, 1931.
[9] Fritsch A., Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, Prag 1883—1901.
[10] Fox C. S., The Gondwana System and Related Formation, Memoirs Geol. Survey India, vol. 58, IV, 1931.
[11] Gerth H., Geologie Südamerikas, Teil I Berlin 1932.
[12] Huene F., Die Südafrikanische Karrooformation als geologisches und faunistisches Lebensbild, Fortschritte der Geologie und Palaeontologie, B. IV, H. 12, Berlin 1925.
[13] Huene F., Zur Stratigraphie Brasiliens, Centralblatt f. Miner., Geol. u, Pal., Abt. B., № 7, 1937.
[14] Kerner-Marilaun F., Paläoklimatologie, Berlin 1930.
[15] Krenkel E., Geologie Africas, I, II, III, Berlin 1925—1934.
[16] Purkyne C., Zur Kenntnis der geologischen Verhältnisse der mittelböhmischen Steinkohlenbeckens, Wien 1902.
[17] Romer A. S., Early history of Texas Redbeds Vertebrates, Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 46, New-York 1935.
[18] Salomon-Calvi W., Die permokarbonischen Eiszeiten, Leipzig 1933.
[19] Säve-Söderberg G., Notes on the devonian stratigraphy of East Greenland, Meddelelser om Grønland, Bd. 94, № 4, København 1932.
[20] Säve-Söderberg G., Further contributions to the devonian stratigraphy of East Greenland, Meddels om Grønland, Bd. 96, № 2, København, 1934.
[21] Watson D. M. S., The carboniferous Amphibia of Scotland, Palaeont. Hungarica, v. 1, Budapest 1926.
[22] Watson D. M. S., Joint discussion on Gondwanaland, Brit. Assoc. Adv. Sciences, Rept., 1930.

J. A. EFREMOV. ON THE SIGNIFICANCE OF THE UPPER PALAEOZOIC CONTINENTAL BASINS OF SIBERIA IN THE PALAEONTOLOGY OF THE EARLY TETRAPODA

SUMMARY

Till now we have obtained practically no remains of early Tetrapods from Siberia, in spite of the presence there of immense areas of continental Permian.

In the European Part of the U.S.S.R, the continental Lower Permian depo-

sits are composed for the most part by unfossiliferous chemical sediments, and therefore there are rather small possibilities of finding remains of fauna.

According to my views on the process of embedding presence, of localities of fossil vertebrates corresponds to the law of great quantities — i. e., it depends from the presence of considerable areas of corresponding facies, as well as from the presence of a rather numerous fauna.

In the Lower Permian deposits of Siberia the first condition is fulfilled. The probability of existence of land vertebrates for the time being remains an open question. It is an important problem in the study of ancient Tetrapoda.

We must consider that in Siberia also continental Carboniferous and Devonian are developed closely connected with the deposits of the Lower Permian so that in case of discovering of fossiliferous localities we will be able to retrace the history of terrestrial vertebrates as fully, as in no other country.

The abundance in the Devonian of Siberia of fresh waters and lagoons, inhabited by fishes represented in the conditions of hot climate a highly favourable environment for the development of the first immigrants into the land — viz., for the Devonian Stegocephalians.

The regions of the Lower Carboniferous sea, lying in the Kirghiz Steppe, and probably partly in the Kusnetsk Basin, interrupted by deltae and jungle swamps — represent an exact image of the environment of Lower Carboniferous Embolomerous Amphibians in England.

The humid forests and plains, with a network of streams, represented all transitions from the fresh-water environment to the terrestrial conditions, being favourable for the origin and development of primitive Reptiles.

Rich coal-bearing strata of the Late of Carboniferous and the Lower Permian in the Minussinsk, Kusnetsk and Tungus Basins and in Kirghiz Steppe have been deposited under such conditions.

It is probable, that in Siberia a number of land vertebrates was developed and that just from here lower Permian Reptiles migrated southwards to Gondwanaland and westwards to the last parts of the Russian Platform.

In any case, the great continental areas presenting favourable environments for terrestrial life could not bee become inhabited by Vertebrates, which to the close of tne Carboniferous penetrated into every possible region of the earth.

In many a facies of the continental Palaeozoic of Siberia we observe a very intensive sedimentation, which is highly favourable for the safe embedding of the remains of land Vertebrates.

The discovery of Amphibians in the Lower Permian of India and of Mesosaurians in the Lowermost Permian of Southern continents indicates the wide distribution of early forms, which could not but extend into Angaraland as well.

Moreover the long existence and the wide development of the continental environments in Siberia enables us to suppose that Siberia was not only the place of temporary habitation, but also the region of development of many a form of Amphibians and Reptiles.

However we have no indications of Palaeozoic Tetrapoda except the uncertain fragments, of Anthracosaurus, from the Lower Carboniferous and a tooth of a carnivorous Theriodont from the Coalless series, of the Kusnetsk Basin. But does it mean, that there are no such remains? The insufficient exploration of the Siberian Palaeozoic undoubtedly is the main reason of this fact. And the more thoroughly will be investigated the continental strata, the greater number of localities will be discovered.

Palaeontological Institute
of the Academy of Sciences of the USSR
Moscow

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

И. А. ЕФРЕМОВ

О РАЗВИТИИ ПЕРМСКОЙ ФАУНЫ TETRAPODA СССР И РАЗДЕЛЕНИИ КОНТИНЕНТАЛЬНОЙ ПЕРМИ НА СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ЗОНЫ

(Представлено академиком А. А. Борисяком)

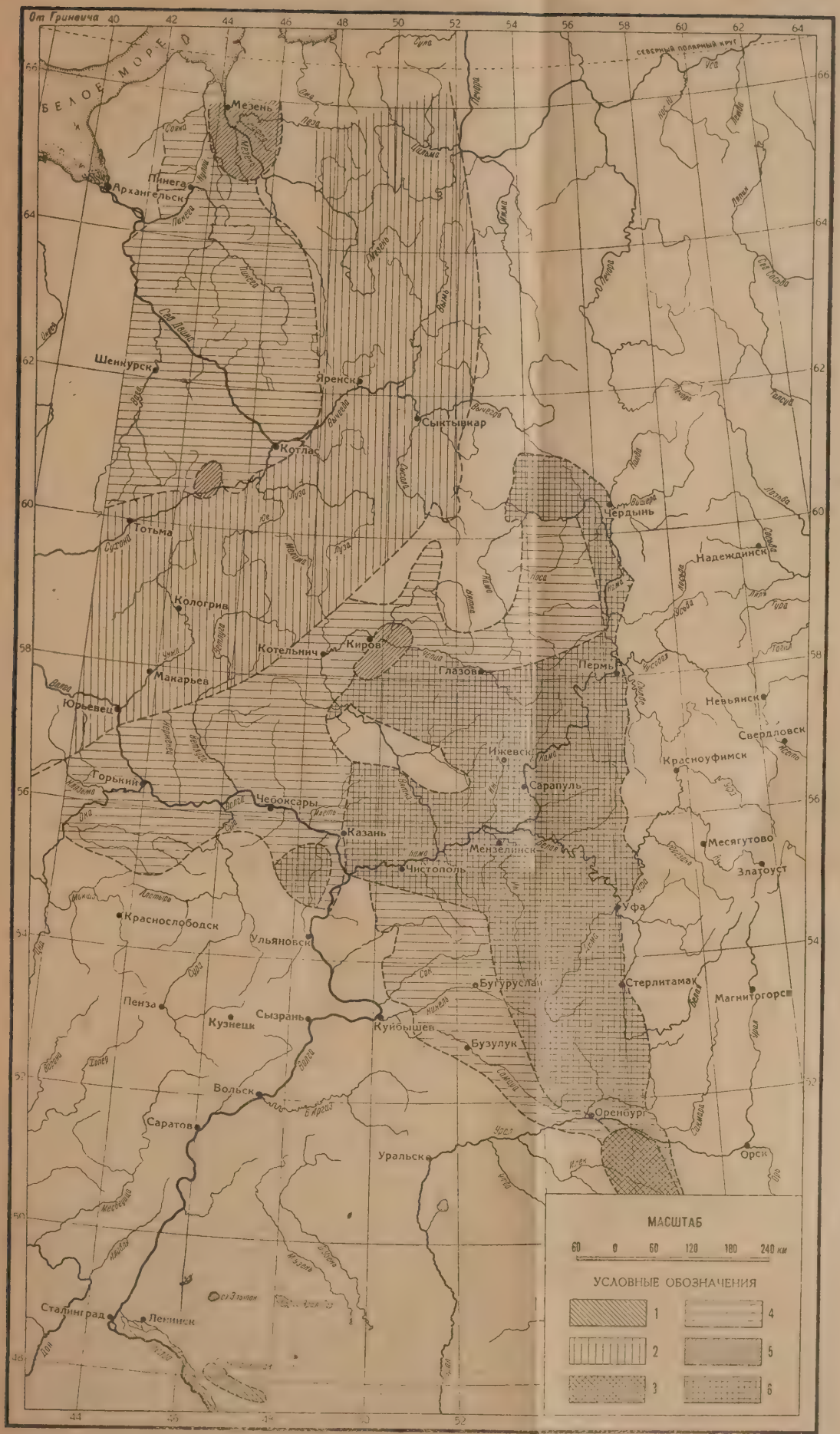
В геологическом строении территории Советского Союза принимают участие огромные площади континентальных пермских и нижнетриасовых отложений. Естественно, что обширное распространение континентальных обстановок в пермское время на территории СССР должно было способствовать развитию многочисленной и разнообразной фауны наземных позвоночных. Однако вся история изучения ископаемой фауны позвоночных Союза поражает отсутствием систематических находок и сборов пермской фауны. Последняя была известна, главным образом, по отдельным случайно найденным фрагментам, которые вдобавок при плохом и неточном описании не могли представить какой-либо удовлетворительной картины развития наземных позвоночных на территории СССР.

В то же время в области развития формации Каррoo в Южной Африке, в красных слоях Техаса в Северной Америке, в Германии и других странах были сделаны огромные сборы разнообразной фауны пермских и триасовых Tetrapoda.

Основная причина такой бедности СССР находками ископаемых наземных позвоночных перми и триаса, разумеется, не обусловливается бедностью наших местонахождений. Необъятно огромные площади континентальной перми в пределах Тунгусского и Кузнецкого бассейна в Сибири были, в особенности первый, почти совершенно неисследованными. Тунгусский бассейн и в самое последнее время остается еще очень мало исследованным. Наиболее хорошо была исследована обширная полоса пермских отложений вдоль Уральского хребта в пределах Русской платформы, но, по несчастному стечению обстоятельств, именно эта полоса характеризуется сравнительно плохой обнаженностью.

В Южной Африке формация Каррoo вскрывается прямо на дневной поверхности, выходит в высоких столовых горах и плато, изрезанных целой сетью долин и оврагов, и подвергается интенсивной денудации, равно как и чрезвычайно сильно вскрытые эрозией красные слои Техаса и Нью-Мексико в Северной Америке. Эти условия как нельзя лучше способствуют вскрытию различных горизонтов и обнаружению костеносных участков в различных свитах.

В пределах Русской платформы континентальные пермские отложения обычно прикрыты значительной мощности покровом четвертичных отложений, иногда юры или мела. В пунктах, где пермские отложения выходят непосредственно на дневную поверхность, равнинный характер страны, при мелких старческих долинах и сильно задернованных склонах, обусловливает вскрытие толщ лишь на весьма незначительную глубину, при слабой денудации. Совершенно очевидно, что перечисленные условия сильно затрудняют вскрытие, а следовательно, и обнаружение костеносных горизонтов.



Схематическая карта площадей распространения фаунистических зон континентальных перми и триаса в Европейской части СССР

1—VI зона (Capitosaurus-zone); 2—V зона (Benthosuchus-zone); 3. Новая область распространения зоны VI (new region of the distribution of the VI-th zone); 4—IV зона (Parciasaurian zone); 5—III зона (Pelycosaurian zone); 6—II и I дейноцефаловые зоны (Titanophoneus zone and Rhophalodon-zone).

Указанные причины весьма затормозили изучение и поиски фауны пермских Tetrapoda СССР. Однако с 1921 г., в связи с бурным ростом геологических работ, началось развитие и этой отрасли палеонтологии. Из года в год велись систематические работы по изучению ранее открытых, но не исследованных местонахождений и планомерным поискам новых.

Благодаря систематическому исследованию нам удалось осветить целый ряд местонахождений и добыть из них обильный материал по новым и разнообразным пермским и триасовым формам Tetrapoda, большей частью совершенно исключительной сохранности. Многие местонахождения были обнаружены геологами, как это и следовало ожидать, при более детальном изучении пермских отложений Русской плиты. Естественно, что все наши местонахождения сконцентрированы в пределах Русской платформы на полосе пермских отложений вдоль западного склона Уральского хребта. Отложения перми Тунгусского бассейна и Кузбасса еще не охарактеризованы фауной позвоночных, хотя, несомненно, таят в себе богатые местонахождения. Изучение этих областей мы начнем в третьей пятилетке.

Результаты работ показали, что Советский Союз обладает многочисленными и богатыми местонахождениями пермской фауны Tetrapoda и что предстоит еще большая работа по извлечению и изучению этой фауны, при затрате более или менее крупных средств. Равным образом сумма собранных фактов позволяет впервые подойти к вопросам развития фауны пермских Tetrapoda на территории СССР и на основе этого наметить разграничение различных свит континентальных перми и триаса. В конце 1936 г. я попытался дать первую схему стратиграфии континентальной перми и нижнего триаса по этапам развития фауны Tetrapoda, т. е. по отдельным фаунистическим комплексам (Ефремов, 1937). Так как эти комплексы не характеризуют строго определенных узких горизонтов, выдержанных по напластованию, литологическим признакам и стратиграфической вертикали, то я считал целесообразным, по примеру южноафриканских геологов, ввести понятие стратиграфических зон, отвечающее смене фаунистических комплексов во времени по отдельным этапам и обнимающее сравнительно широкий диапазон отложений.

Всего мною было выделено 6 последовательных фаунистических зон, по которым распределяются все известные ныне местонахождения пермских и триасовых Tetrapoda в пределах Европейской части СССР, в полном соответствии со стратиграфическими взаимоотношениями вмещающих отложений. На прилагаемой схематической карте дано общее распределение площадей развития отложений различных зон в Европейской части СССР.

Юго-восточная и восточная части полосы континентальных пермских отложений Русской платформы заняты группой местонахождений каргалинской фауны, наиболее древней из всех остальных. Эта фауна стала известна по находкам костей Reptilla и Amphibia в каргалинских медных рудниках близ г. Оренбурга, от которых она и получила свое название. Такие же находки были сделаны в медных рудниках б. Уфимской и Пермской губерний и далее во всей полосе распространения медистых песчаников западного склона Приуралья, почему каргалинская фауна может быть названа также фауной медистых песчаников.

Отложения медистых песчаников слагают вполне явственный стратиграфический комплекс, связанный в своем генезисе с определенным циклом денудации Уральского хребта, именно с моментом разрушения крупных медных месторождений, вскрытых эрозией пермского времени.

Толща медистых песчаников представлена разнообразными породами типично континентального происхождения, вкратце охарактеризованными мною в 1931 г. (Ефремов, 1931). Чистые карбонатные осадки полностью отсутствуют, наиболее распространенными породами являются средне- и мелкозернистые песчаники серого, желтого и красного цветов, пере-

слаивающиеся с красными, белыми и серыми известковистыми глинами и мергелями. Напластование беспорядочное и незакономерное, отдельные слои и пачки, все без исключения, являются большей или меньшей величины линзами. Величина отдельных линз колеблется от километра до 2—3 м длины при мощности от 20 до 0.20 м. Часто встречаются внутриформационные размывы и срезания одних пачек слоев другими. Весьма распространены конгломераты с галькой из подстилающих глин и мергелей, причем можно проследить все переходы от неокатанных крупных угловатых обломков иловой корки дна пересохшего бассейна до мелкой округлой гальки, что при мягкости мергелей совершается очень быстро. Серые и красные породы переслаиваются и в плане также сменяются как бы полосами. Концентрации медных минералов приурочены исключительно к серым породам, так же, как и распространение органических остатков. В красных мергелях и глинах органические остатки и медные соединения почти полностью отсутствуют. В красных песчаниках встречаются очень редкие остатки костей, сильно выбеленных инсоляцией, в то время как растительные остатки и беспозвоночные ни разу не были обнаружены. Чистые белые и светлосерые мергели обычно также не содержат органических остатков. Желтые песчаники встречаются обычно в верхних слоях толщи и часто заключают остатки растений, медные соединения и кости позвоночных. Линзы серых пород (мергелей и песчаников) залегают на самых различных стратиграфических уровнях в толще и поэтому являются весьма разновременными образованиями. Образование медных руд шло, с одной стороны, эпигенетическим путем, благодаря циркуляции подземных вод и концентрации медных растворов вокруг скоплений органических остатков (часть медистых песчаников); с другой — сингенетическим путем при осаждении медных солей в пермских озеровидных бассейнах в восстановительной среде (медистые мергели и часть песчаников). В медистых мергелях весьма часто встречаются наиболее полные растительные остатки, цельные рыбы, крылья насекомых, части скелетов in situ стегоцефалов и редкие комплексы частей скелетов in situ сухопутных рептилий. В медистых песчаниках многочисленные растительные остатки очень сильно перетерты и либо беспорядочно перемешаны в массе песка, либо наслоены сплошным углистым слоем на довольно больших участках. Очень часто встречаются огромные стволы Dadoxylon (Walchia), расколотые на мелкие обломки или залегающие в виде сильно обтертых бревен, достигающих 15 м длины при поперечнике до 1.5—2 м. Раковины антракозий и скорлупки Estheria встречаются в больших количествах как в песчаниках, так и в мергелях. Остатки Tetrapoda рассеяны спорадически в песчаниках и показывают самую различную сохранность от превосходно сохранившихся плотных гладких костей с блестящей поверхностью до сильно выветрелых, рыхлых, выбеленных солнцем остатков. Как правило, в рудных линзах или в околорудных пластах кости наилучшей сохранности, равно как и в конгломератах, содержащих медь.

Приведенная краткая характеристика медистых песчаников показывает, что в эпоху образования каргалинских местонахождений здесь существовали довольно разнообразные внешние условия при довольно большом количестве воды, многочисленности водных потоков и богатой растительности. Мощность толщи медистых песчаников в различных районах вариирует, колеблясь от 200 до 400 м в среднем. Эти цифры характеризуют только известную часть толщи, ибо подстилающие породы являются также континентальными образованиями и уходят на неизвестную глубину. Так, в Каргалинском районе медистых песчаников собственно рудная толща залегает на размытой поверхности бурых и серых мергелей и глин, книзу переслаивающихся с песчаниками. По этим породам в 1929 г. буровой скважиной было пройдено свыше 350 м без какого-либо заметного изменения характера толщи. Для суждения о наличии в этой толще фауны Tetrapoda или других органических остатков и мед-

ных руд не имеется достаточных данных, хотя три проведенные в 1929 г. глубокие скважины малого диаметра и не встретили таковых.

В пределах б. Уфимской губернии (ныне Башреспублике) необходимо отметить значительное развитие конгломератов, существенно иных, нежели в Каргалинском районе. Эти конгломераты с грубозернистой песчаниковой основной массой являются ничем иным, как сцементированными речными галечниками. Галька, хорошо обточенная и довольно мелкая, состоит из уральских пород — яшм, кварцитов, роговиков, порфиров и т. д. В конгломератах линзообразно залегают прослои битуминозных серых рудных мергелей с фауной позвоночных и скоплениями раковин беспозвоночных. Часто встречаются прослои грубозернистых песчаников с массой обугленных растительных остатков и большие нагромождения из крупных стволов деревьев. Остальные породы (преимущественно вышележащие) ничем существенным от каргалинских не отличаются.

Указанные соотношения дают основания предположить большую близость к области размыва и сноса.

Остатки Tetrapoda в медистых песчаниках лучше всего охарактеризованы в каргалинской группе близ Оренбурга и в Башреспублике. В пермской группе найдены хотя и многочисленные, но гораздо более фрагментарные остатки. Во всех местонахождениях общий состав фауны Tetrapoda идентичен, но формы, в ней представленные, стоят на разных ступенях эволюционного развития, вследствие чего внутри толщи медистых песчаников выделяются две фаунистические зоны. К первой, более древней, зоне относятся крупные рудные мергельные линзы в низах толщи в Каргалинском районе, галечники с уральской галькой и сопутствующие им песчаники, известковистые глины и мергели в Башреспублике, а также глубокие горизонты рудников б. Пермской губ. Вторую зону составляют верхние части толщи медистых песчаников в Каргалинском районе; ряд местонахождений в бассейне р. Камы; медный рудник Акбатырово в низовьях р. Вятки, в Кировском крае и, наконец, местонахождение Ишеево близ г. Тетюши в бассейне Средней Волги в Татреспублике. Последнее местонахождение относится уже к самому концу цикла медистых песчаников, представляя собою, так сказать, последний момент существования зоны во времени. По характеру напластований оно отличается от остальных местонахождений группы медистых песчаников. Остатки Tetrapoda в виде отдельных фрагментов и полных скелетов встречаются здесь в серых и красных рыхлых песках без других органических остатков, за исключением остатков рыб и обломков древесных стволов. Сверху пески прикрываются красными известковистыми глинами, на которые налегают белые мергели и мергелистые ноздреватые известняки.

Фауна наземных позвоночных в местонахождениях медистых песчаников отличается подавляющим преобладанием сухопутных рептилий группы Deinocephalia и наличием разнообразных форм стегоцефалов группы Labyrinthodontia.

Дейноцефалы более древних слоев медистых песчаников представлены тремя более или менее полно известными родами: Rhophalodon, небольшая хищная форма, родственная сем. Titanosuchidae из Южной Африки, но обладающая рядом примитивных черт, сближающих ее с пеликозаврами из нижней перми Северной Америки. Кроме того, у Rhophalodon имеются признаки, общие с примитивными горгонопсиями. В общем Rhophalodon может рассматриваться как дейноцефал, более примитивный, чем все известные Deinocephalia Южной Африки. Другой род, Deuterosaurus, — своеобразный представитель группы Tapinocephalidae травоядных дейноцефалов Южной Африки. Он отличается особым устройством челюстного аппарата и зубов, которое сближает его с хищными дейноцефалами и вероятными предками Anomodontia. Остатки других форм рептилий очень фрагментарны и дают лишь возможность предполагать наличие в каргалинской фауне древних пеликозавров и примитивных представителей групп Pareiasauria и Anomodontia.

Амфибии — стегоцефалы нижних слоев медистых песчаников — принадлежат к группе Rhachitomi, представленной следующими родами: Zygosaurus — сухопутная форма, очень близкая к Cacops из сем. Dissorophidae нижней перми Clear Fork, Техас США; Platyops — гавиалоподобный водный лабиринтодонт, родственный нижнепермскому Archegosaurus Германии, Melosaurus uralensis, стоящий близко к предкам триасового Mastodonsaurus и? Discosauriscus из сем. Archegosauridae.

Верхние слои медистых песчаников лучше всего охарактеризованы находками в руднике Акбатырово и в Ишеевском местонахождении. Стегоцефалы принадлежат к тем же родам Zygosaurus, Platyops Stuckenbergi и Melosaurus n. sp.; к ним, кроме того, прибавляются Chalcosaurus — неизученная форма, повидимому, родственная северо-двинскому Dvinosaurus и являющаяся примитивным членом группы Brachyopidae, и фрагментарные остатки крупного рахитомного лабиринтодонта типа Eryops или Rhinesuchus. Рептилии, известные из верхних слоев, также все принадлежат к группе Deinocephalia. Имеющиеся отдельные фрагменты, вероятно остатков парейазавров и дицинодонтов, не дают возможности сделать сколько-нибудь достоверные определения.

Дейноцефалы второй зоны являются более специализованными формами, чем Rhophalodon, и Deuterosaurus первой зоны. Хищные дейноцефалы группы Titanosuchidae представлены огромными новыми формами, скелеты которых были найдены в Ишеевском местонахождении. Я выделил их в новый род и назвал его Titanophoneus potens (Ефремов, 1938). Этот род близок южноафриканскому Dinosuchus (Broom, 1936), но обладает еще некоторыми признаками, сближающими его с примитивными горгонопсиями. Травоядные дейноцефалы близки к роду Moschops из группы Tapinocephalidae и описаны Рябининым как Ulemosaurus.

Имеются неполные остатки другого рода сем. Tapinocephalidae, возможно принадлежащие роду Taurocephalus. Остатки Anomodontia, к сожалению, найдены только в виде не поддающихся точному определению обломков, преимущественно окатанных кусков черепов и костей конечностей. Такими же окатанными кусками челюстей встречаются остатки Venjukovia — животного с двумя мощными резцами на каждом симфизе нижней и верхней челюстей, конвергирующего с грызунами.

Кроме того, найден, пока единственный, череп этой формы, отчасти сходной с южноафриканской Euchambersia и обладающей чертами сходства с Deinocephalia, Anomodontia и Dromasauria, которую я назвал Venjukovia invisa (Ефремов, 1938).

Перечисленные формы достаточно характеризуют обе фаунистические зоны, выделяющиеся во всем комплексе отложений медистых песчаников или каргалинской фауны. Нижнюю зону, пока являющуюся основанием всех известных пермских слоев с фауной наземных позвоночных, я назвал дейноцефаловой I зоной, или зоной Rhophalodon. Следующая зона названа дейноцефаловой II зоной, или зоной Titanophoneus.

Местонахождения, слагающие следующую, более высокую стратиграфически, зону, гораздо менее многочисленны и располагаются в трех значительно отдаленных друг от друга районах (см. карту). К этой группе принадлежит местонахождение Шихово-Чирковских каменоломен на р. Вятке в 30 км от г. Кирова. Здесь в белых мергелистых известняках, располагающихся в свите известняков, мергелей, глин и песчаников под гипсоносными глинами, наблюдаются колоссальные скопления костей лабиринтодонтов, перемешанных с остатками рыб и редкими костями рептилий. Второе местонахождение находится значительно севернее в нижнем течении р. Сухоны (Березовая слободка, Гремячий ключ) и еще мало изучено. Костеносным пластом здесь является мергелистый песчаник, залегающий среди глин, мергелей и песков. Еще дальше к северу, в нижнем течении р. Мезени и по ее нижнему левому притоку р. Кимжё располагается целая серия местонахождений, приуроченных к красноватым песчанистым мер-

гелям, слагающим здесь целую свиту, мощностью до 80 м. Все эти местонахождения отличаются более или менее правильным чередованием отдельных тонких однообразных пластов, выдержанных в горизонтальном направлении и по мощности.

В северных местонахождениях остатков лабиринтодонтов пока не обнаружено, но фауна рептилий совершенно идентична по всем вышеупомянутым местонахождениям.

Лабиринтодонты представлены двумя формами — Platyops watsoni, отличающийся от P. stuckenbergi II зоны более высокой ступенью эволюционного развития, и Melosaurus n. sp., детально еще не изученный.

Рептилии чрезвычайно интересны, все являются новыми формами и принадлежат отрядам Cotylosauria и Pelycosauria.

К первому отряду относятся две новые формы, названные мною Nyctiphruretus и Nycteroleter, родственные группе Procolophonia Южной Африки. От типичных Procolophonia они отличаются гораздо большей примитивностью.

Пеликозавры описываемой группы местонахождений являются первыми несомненными Pelycosauria, открытыми до сих пор в СССР, и пока охарактеризованы одним родом, названным мною Mesenosaurus. Все рептилии — мелкие формы весьма архаического облика. По полной идентичности фауны рептилий все вышеописанные местонахождения составляют одну очень четко охарактеризованную зону — III зону, или пеликозавровую.

Следующий комплекс местонахождений вновь обладает широким распространением. Породами, слагающими эту толщу, являются глины, пески, песчаники и мергели бурого и красного цветов. Чистые известняки почти совершенно отсутствуют. Напластование также неправильное, с частыми выклиниваниями, фациальными замещениями и изменениями мощностей, как и в толще медистых песчаников, но с более крупными линзами, большей протяженностью отдельных напластований и более правильным чередованием сменяющих друг друга по вертикали слоев. Мощность всей толщи свыше 200 м. Местонахождения этой группы известны в бассейне р. М. Северной Двины — знаменитое местонахождение у Соколков и Завражья близ г. Котласа и близ Пермогорья; в среднем течении р. Сухоны, на берегу р. Вятки близ г. Котельнича, на берегу р. Волги в г. Горьком и близ г. Тетюши на р. Волге в Татреспублике, с. Ильинское. Фауна, собранная из всех перечисленных мест, повсюду представляет собою один и тот же комплекс, повидимому, тесный биоценоз.*

Стегоцефалы представлены только одним родом группы Labyrinthodontia — Dvinosaurus, очень близко родственным сем. Brachyopidae, но гораздо более примитивным. Замечательная особенность Dvinosaurus заключается в том, что он представляет собою не взрослое животное, а половозрелую личинку, подобно современному аксолотлю Мексики — личинке саламандры амблистомы. Очевидно, неблагоприятные условия внешней среды заставили Dvinosaurus сохранить жаберное дыхание и оставаться всю жизнь в воде в недоразвитом состоянии. Кроме Dvinosaurus, никаких, даже самых фрагментарных, остатков других стегоцефалов не найдено.

---

* В самое последнее время (1937 г.) из песков Семина оврага у с. Ильинского А. П. Гартман-Вейнберг описан новый род сем. Parciasauridae-Proelginia более высокоорганизованный, чем северо-двинский Scutosaurus, и характеризующий, по ее мнению, бузулукскую толщу А. Н. Мазаровича. Этот случай, разумеется, если эволюционные построения автора верны (см. критику их в моей статье „О парейазавровой фауне северодвинского типа из с. Ильинского. Средняя Волга" — печатается), с достоверностью показывает, что пользование одними парейазаврами в качестве руководящих форм приводит к значительным ошибкам (вероятно, вследствие малой их изученности). В районе с. Ильинского, из песков и песчаников правого берега р. Волги, в слое стратиграфически идентичном пескам Семина оврага, извлечена фауна (коллекция ПИН 156) типичных северо-двинских форм—Scutosaurus, Dicynodon trautscholdi и Inostrancevia. Таким образом, оказывается, что „бузулукские" слои с „более прогрессивными" парейазаврами залегают в одном слое под слоями с фауной типично северодвинской!

Рептилии, с одной стороны, являются формами, очень близкими к южноафриканским. Scutosaurus — представитель сем. Pareiasauridae, более высокоорганизованный и более крупный, чем все известные южноафриканские формы. Равным образом хищники группы Gorgonopsia — Inostrancevia и Amalitzkia, значительно превосходят по величине горгонопсий Южной Африки. Группа Theriodontia представлена примитивными мелкими цинодонтидами Permocynodon и Dvinia. Также мелкой формой является Anna из Therocephalia. Anomodontia очень хорошо охарактеризованы крупными видами настоящих дицинодонтов — рода Dicynodon.

Со всеми этими формами несколько контрастирует архаический представитель нижнепермской американской группы Seymouriamorpha — Kotlassia (Karpinskiosaurus) очень близкая к Seymouria из красных слоев Техаса. Дейноцефалы и другие группы пермских рептилий полностью отсутствуют. Все формы неизменно сопутствуют друг другу в целом ряде местонахождений, вследствие чего этот фаунистический комплекс хорошо характеризует следующую над III зоной — IV зону, или парейазавровую. Название „парейазавровая" дано мною этой зоне потому, что парейазавры являются наиболее многочисленными и типичными элементами фауны.

Необходимо заметить, что внутри парейазавровой зоны намечаются возможные дальнейшие подразделения. В красных мергелях р. Вятки близ г. Котельнича найдены скелеты парейазавров, несколько более примитивных, чем северо-двинские Scutosaurus, и отнесенные мною к новому виду рода Anthodon — A. chlynoviensis n. sp.* Местонахождение парейазавровой фауны у г. Горького, возможно, также принадлежит нижним слоям парейазавровой зоны. К сожалению, костеносным пластом в этом местонахождении являются своеобразные конгломераты, и остатки Tetrapoda сильно изломаны и окатаны, вследствие чего точное изучение эволюционных стадий найденных здесь двинозавров, парейазавров, дицинодонтов и горгонопсий до сих пор не выполнено.

В самое последнее время в бассейне р. Донгуз к юго-востоку от г. Оренбурга обнаружено местонахождение наземных позвоночных в темносерых песчаниковых конкрециях, залегающих среди бурых песков, красных и серых глин. Предварительное изучение собранных остатков показало, что здесь имеются крупные дицинодонты, близкие к Lystrosaurus Южной Африки.

После детального изучения этого местонахождения я присоединил его к зоне, более высоко залегающей, чем зона IV, т. е. к зоне VI.

Описанные 4 фаунистические зоны охватывают все отложения континентальной перми Европейской части СССР, охарактеризованные фауной Tetrapoda. Вышележащие отложения, повидимому, уже выходят из пределов перми и являются основанием триаса.

Почти всю северо-восточную часть Русской платформы занимают отложения так называемой пестроцветной толщи или ветлужского горизонта, представляющие собою более или менее правильное чередование тонких слоев глинистых известковистых песчаников и серых глин с красными известковистыми глинами и мергелями.

Приблизительно в середине разреза пестроцветной толщи на размытой поверхности подстилающих пород залегает слой серых песков, часто сцементированных в песчаник, с мелкими гальками подстилающих красных мергелей.

Сверху серые пески и песчаники прикрываются точно такими же породами, как и нижележащие. В направлении к северу мощность конгломерато-

---

* В той же работе („Парейазавриды как руководящие ископаемые") А. П. Гартман-Вейнберг описывает из того же местонахождения Anthodon rossicus n. sp. Существование двух видов одного рода в одном и том же местонахождении маловероятно, поэтому по закону приоритета мой вид, как опубликованный позднее, должен быть уничтожен. Описанный Гартман-Вейнберг, также из красных мергелей р. Вятки, род Pareiasuchus весьма сомнителен.

видных песчаников увеличивается, достигая 3 м в бассейнах рек Юга и Лузы против 20—30 см в бассейнах рек Ветлуги и Волги. К востоку, по мере приближения к Тиманскому кряжу, конгломератовидные песчаники становятся более грубозернистыми, к обычной гальке из мягких красных мергелей примешиваются мелкие гальки уральских метаморфических и изверженных пород. К югу-западу в бассейне Верхней Волги среди песчаников встречаются линзы очень плотных тонкозернистых светлосерых мергелей. Самые песчаники становятся более тонкозернистыми с большим количеством пелитового материала. Почти в каждом хорошем обнажении серых песков и песчаников среди пестроцветной толщи встречаются частые обломки и цельные кости позвоночных, нередко образующие значительные скопления и дающие материал совершенно исключительной сохранности и полноты. Главная масса костного материала образована остатками самых различных возрастных стадий Labyrinthodontia новой группы Neorhachitomi — переходной по строению позвоночника и стадии эволюционного развития черепа от Rhachitomi к Stereospondyli.

Эта группа представлена двумя основными родами Benthosuchus и Wetlugosaurus*, по линии которых, повидимому, возникли стереоспондильные формы Mastodonsaurus и Capitosaurus. Более редки остатки третьего рода, названного мною Thoosuchus, близко родственного Benthosuchus, но представляющего собою отклонение в сторону Trematosaurus, и четвертого — Volgosuchus, близкого к Wetlugosaurus. Кроме стегоцефалов, в несравненно меньшем числе встречаются обломки трубчатых костей и легких тонких позвонков, иногда довольно крупных, явно динозаврового облика, отнесенные Н. Н. Яковлевым к Thecodontosaurus. Отдельные чешуйки ганоидов (Acrolepis) и щитки двоякодышащих очень редки, так же как и раковины антракозий и отдельные обломки стволиков каламитов.

Выходы песчаников с перечисленной фауной Tetrapoda обнаружены на р. Волге близ г. Кинешмы (Плесо, Семигорье, Решма, близ г. Рыбинска); по р. Вятке (верхнее течение); на р. Кобре (Терюхан); Ветлуге (Зубовское, Слудка), Унже; в системе р. Юга (Анданга, Шарженга и верхнее течение р. Юг), по всему течению р. Лузы; в бассейне р. Мезени (рр. Мутусья, Кула, Выбор, Ноба, Уса, Саусара), по р. Цыльме (Усть-Цыльма) и т. п.

Наличие костеносного пласта во всех пунктах на такой огромной площади дает представление не только об огромном поле смерти, но и о резкой смене внешних условий, приведших к гибели многочисленной фауны и ее быстрому захоронению.

Вся группа местонахождений пестроцветной толщи, или ветлужского горизонта, однородна по возрасту и фауне и образует V фаунистическую зону, или зону Benthosuchus.

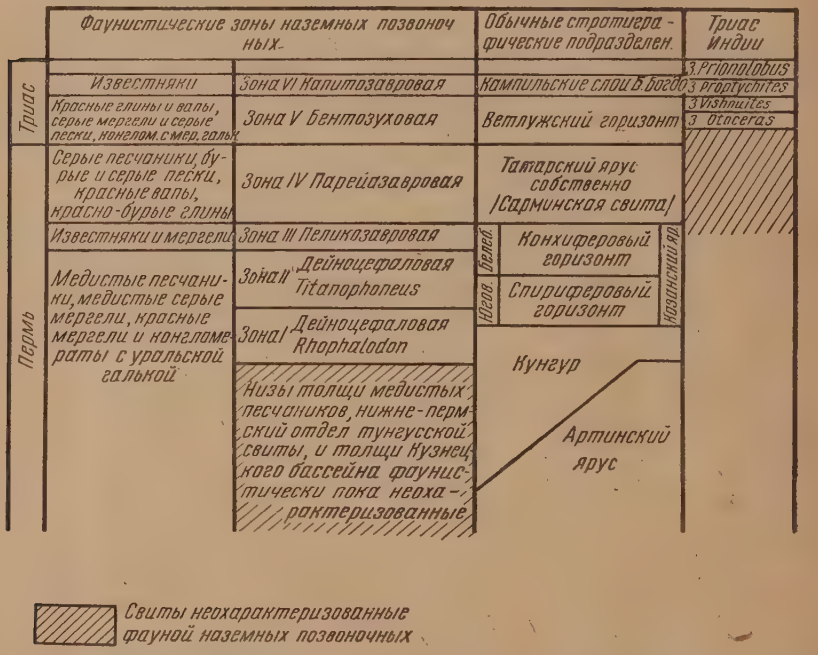
В более молодых триасовых отложениях Союза до сих пор известно только одно местонахождение фауны Tetrapoda. В дорикранитовых известняках горы Большое Богдо близ озера Баскунчак в Нижневолжском крае, залегающих на пестроцветной свите мергелей, глин и песчаников, найдены остатки лабиринтодонтов, принадлежащие типичным стереоспондильным формам Capitosaurus и Trematosaurus. Оба рода отличаются очень широким распространением и в большом числе особей встречаются, например, в нижнем пестром песчанике Германии. Более редкие остатки найдены в Индии и зоне Cynognathus формации Карроо в Южной Африке. Местонахождение горы Большое Богдо является следующей выше зоной — VI зоной, или зоной Capitosaurus.

Все шесть перечисленных зон охватывают целиком разрез континентальных перми и триаса Европейской части СССР. На фиг. 1 они све-

* Первоначально неполные остатки Wetlugosaurus были описаны Н. Н. Яковлевым (Яковлев, 1916), как Rhinesuchus. Равным образом остатки Benthosuchus и Thoosuchus описывались А. Н. Рябининым (Рябинин, 1927) и Ф. М. Кузьминым (Кузьмин, 1932 и 1936) как Trematosuchus и Lyrocephalus.

дены в стратиграфическую колонку соотносительно приближенной мощности вмещающих отложений.

Распределение местонахождений фауны Tetrapoda различных зон на геологической карте Европейской части СССР дает ряд опорных точек для идентификации наших стратиграфических зон с общепринятыми подразделениями пермских отложений Союза. Так, дейноцефаловая I зона (Rhophalodon) соответствует нижним частям свиты медистых песчаников и также отложениям, описанным первоначально под именем уфимского яруса, т. е. нижней красноцветной толще. Соответственно этому дейноцефаловая II зона идентифицируется с белебеевской свитой. Обе эти свиты, согласно общему мнению, к которому присоединяюсь и я, являются конти-



Фиг. 1. Приближенная таблица взаимоотношений фаунистических зон континентальной перми и триаса с общепринятыми стратиграфическими подразделениями по морской фауне

нентальными фациями: нижняя — спириферового горизонта и верхняя — пелециподового (конхиферового) горизонта казанского яруса, или цехштейна. Необходимо заметить, что весьма древний облик форм Tetrapoda дейноцефаловой I зоны дает возможность предположить, что основное расселение фауны начиналось здесь еще в нижнепермскую эпоху. Отдельные части этой зоны могут соответствовать по времени даже верхам кунгура.

Последние по времени местонахождения дейноцефаловой II зоны (Ишеево, Акбатырово) показывают, что отложения песчаных осадков выше меняются отложениями карбонатов местами с гипсом. Отложение мергелей и известняков знаменует собою конец осадочного цикла казанского яруса при ослабевшей эрозии и повышенной концентрации солей в лагунах цехштейнового моря. Одно из важнейших местонахождений III, или деликозавровой, зоны находится в нижних пластах мергелистых известняков Чирков — Шихово в I свите Кассина. Покрывающие слои вверх по стратиграфической вертикали показывают все большую примесь солей магния и местами

переходят в настоящие доломиты. Выше залегают типичные песчаноглинистые осадки татарского яруса.

В согласии с мнением Кассина и казанских геологов я отношу III зону к самым верхам казанского яруса, т. е. верхним слоям конфихерового горизонта. Весьма вероятно, что уржумская свита Мазаровича, пока еще не охарактеризованная фауной позвоночных, принадлежит этой же конечной стадии осадкообразования казанского яруса. Северные местонахождения III, или пеликозавровой, зоны принадлежат другим фациям — тонким песчаномергельным осадкам. Не исключена возможность, что здесь ход осадкообразования шел несколько иным путем, и большее количество континентальных вод (при отсутствии сильного испарения) обеспечило возможность или несколько более длительного существования фауны III зоны, или выпадения конечного этапа лагунных осадков казанского яруса.

IV зона, или парейазавровая, является татарским ярусом sensu stricto, или сарминской свитой Мазаровича. Не подлежит сомнению, что местонахождения парейазавровой фауны близ Котельнича на Вятке, благодаря нахождению в нем рода Anthodon, знаменуют более низкие горизонты татарского яруса, чем типичная фауна северо-двинских линз. Возможно, что к этому же или даже более раннему периоду образования базальных слоев татарского яруса принадлежит местонахождение фауны северодвинского типа близ г. Горького.

Следующая, V зона Benthosuchus характеризует верхнюю часть татарского яруса sensu lato, недавно выделенную в особую пестроцветную толщу, или ветлужский горизонт. Вопрос о возрасте этой свиты еще не разрешен окончательно, хотя вся пестроцветная толща условно относится уже к триасу. Представляется наиболее вероятным считать ее соответствующей наиболее низким слоям триаса на границе с пермью.

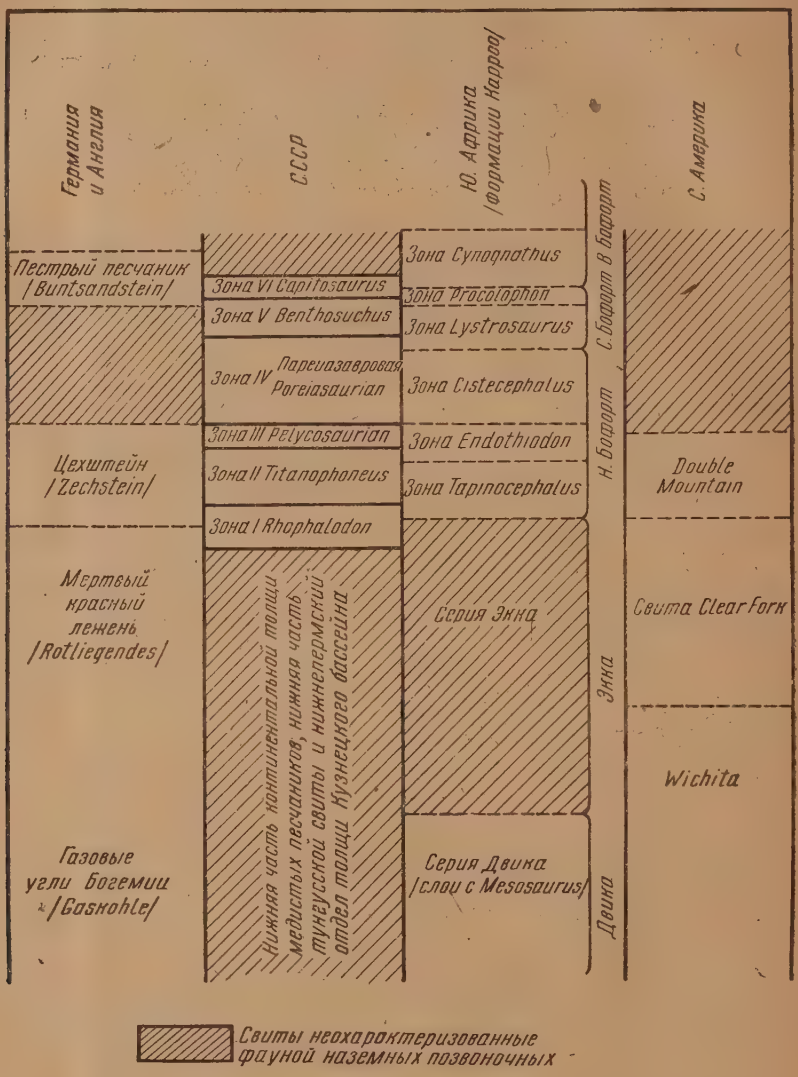
Последние находки гренландской экспедиции в эотриасовых отложениях Восточной Гренландии обнаружили присутствие здесь типичного лабиринтодонта V зоны — Wetlugosaurus. Однако гренландский вид Wetlugosaurus является, несомненно, более специализованной формой, менее древней, чем наш Wetlugosaurus angustifrons. Так как Wetlugosaurus groenlandicus найден в песчанистых глинах и песчаниках с Anodontophora, залегающих непосредственно на слоях с фауной Proptychites, то W. angustifrons должен характеризовать во всяком случае более низкие горизонты триаса.

С другой стороны, местонахождение VI зоны Capitosaurus находится в известняках горы Большое Богдо с фауной Dorycranites, покрывающих пестроцветную толщу, очень сходную с типичной пестроцветной толщей ветлужского горизонта, т. е. V зоны. По анализу М. В. Баярунаса, дорикранитовая фауна горы Большое Богдо может соответствовать по времени весьма низким горизонтам индийского триаса — от Ophiceras и Vishnuites до Pseudosageceras и Proptychites. В самой Индии известны находки Trematosaurus в зоне Prionolobus rotundatus Соляного Кряжа. По всем этим соображениям можно предположить, что неорахитомные лабиринтодонты V зоны — Benthosuchus, Wetlugosaurus, Thoosuchus и Volgosuchus — характеризуют наиболее низкие горизонты триаса, соответствующие слоям с Otoceras или еще ниже. VI зона по наличию в ней обычных Trematosaurus и Capitosaurus является нижним триасом, соответствующим нижнему морскому триасу, или эотриасу, или нижнему пестрому песчанику континентальных фаций.

Сравнение фаунистических зон Советского Союза с соответствующими отложениями других стран (фиг. 2) может быть только приблизительным вследствие еще малого количества сходных форм.

Благодаря большому сходству фауны, наиболее точным может быть сравнение с южноафриканской формацией Карроо. Однако нельзя забывать, что в Южной Африке мы имеем очень богатую и разнообразную

фауну Tetrapoda, развивавшуюся последовательно и непрерывно на большой площади в течение чрезвычайно длительного периода. Условия захоронения животных близко от места их обитания, постепенное и равномерное накопление осадков в громадной котловине бассейна Каррoo при отсутствии



Фиг 2. Схематическая таблица соотношений фаунистических зон континентальных отложений перми СССР и других стран. Соотношение мощности отдельных зон соблюдено только для СССР

периодов размыва и сноса — все эти обстоятельства как нельзя лучше способствовали получению полной картины истории южноафриканской фауны наземных позвоночных. На территории СССР мы имеем другие условия, с меньшей полнотой захоронения и фаунистическими „перерывами". Общие же черты развития фауны Tetrapoda, несмотря на очень большую

удаленность обеих областей друг от друга, остаются чрезвычайно сходными.

Для наиболее древней фаунистически охарактеризованной зоны Tapinocephalus серии Бофорт в Южной Африке также типично преобладание дейноцефалов. Дейноцефалы нашей II зоны по эволюционной стадии несколько отличаются от дейноцефалов зоны Tapinocephalus. Дейноцефалы I зоны (Rhophalodon) обладают более примитивными признаками, чем все известные формы зоны Tapinocephalus, вследствие чего могут характеризовать несколько более низкие слои, т. е. верхнюю часть серии Экка.

В III зоне при наличии близко сходных с южноафриканскими формами представленные в ней роды имеют сходство по степени примитивности лишь с формами в зоне Tapinocephalus (Anningiamorpha) или в верхних слоях нижней перми Европы и Северной Америки. Формы Tetrapoda IV парейазавровой зоны снова очень сходны с южноафриканскими и по степени специализации соответствуют зоне Cistecephalus. Этот взгляд вообще поддерживается большинством исследователей. По своему положению между II и IV зонами III зона должна соответствовать зоне Endothiodon, что хорошо согласуется с общим древним обликом характерных для нее форм. V зона Benthosuchus уже по своей тесной связи с пермскими отложениями сходна с зоной Lystrosaurus в Южной Африке. Нахождение в зоне Lystrosaurus лабиринтодонтов неорахитомного типа (Lydekkerina, Laccocephalus), соответствующих по эволюционной стадии Benthosuchus и Wetlugosaurus, подкрепляет это предположение. Окончательную идентификацию V зоны с зоной Lystrosaurus можно будет произвести после нахождения в V зоне точно определенных остатков рептилий. Изучение фауны Anomodontia с р. Донгуз должно разрешить этот пока неясный вопрос. Самые верхние слои V зоны могут явиться аналогами уже зоны Procolophon, так как VI зона Capitosaurus соответствует зоне Cynognathus.

Разумеется, приведенные соотношения могут рассматриваться лишь как приблизительные, так как мощности отдельных зон Южной Африки в несколько раз превосходят наши зоны. Те же отношения наблюдаются и в количестве и разнообразии фауны.

Тем не менее и для Советского Союза и для Южной Африки характерно быстрое появление дейноцефаловой фауны над подстилающими „мертвыми“ слоями, и несомненно наличие целого ряда общих форм, означающих общий для обеих стран путь развития фауны.

Сравнение с пермскими отложениями Европы и Северной Америки может быть намечено по представителям Labyrinthodontia.

Весьма замечательно присутствие в I и II зонах рода Zygosaurus из очень характерного для американской нижней перми семейства Dissorophidae, отсутствующего в пермских отложениях Западной Европы. Очень близкий к Zygosaurus род Cacops характерен для слоев Clear Fork нижней перми Техаса. Так как архаические формы Seymouriamorpha присутствуют в перми Союза в очень высоких слоях IV зоны, то мы вправе предположить, что и Zygosaurus должен у нас характеризовать более высокие слои. В этом случае дейноцефаловой I зоне могут отвечать отложения серии Double Mountain выше слоев Clear Fork в Техасе. Род Platyops из I и II зон (не считая высокоспециализованного Platyops III зоны) весьма близок к Archegosaurus из красного лежня Германии и нижней перми Кашмира в Индии.

Вероятно, нижние слои I зоны частично соответствуют самым верхам красного лежня Германии, что подтверждается также нахождением? Discosauriscus. Нахождение пеликозавров в III зоне показывает, что эти формы, подобно всем другим Tetrapoda американского типа, поднимаются у нас довольно высоко из нижней перми в верхнюю.

Таким образом, несмотря на наличие отдельных архаических форм, типичная нижнепермская фауна наземных позвоночных у нас в Союзе пока не найдена. Ключом к познанию возникновения фауны Tetrapoda СССР должны послужить глубоко залегающие низы верхнепермских континен-

тальных толщ в Европейской части Союза, которые по времени своего отложения аналогичны красному лёжню Германии, Отенским слоям Франции, серии Экка в Южной Африке, свитам Clear Fork и Wichita Северной Америки. Однако эти залегающие на глубинах от 100 до 300 м под землей отложения недоступны для непосредственного исследования. Поэтому все наше внимание должно быть сосредоточено на поисках местонахождений Tetrapoda в медистых песчаниках Донецкого бассейна, а также в тунгусской серии Восточной Сибири, обладающей весьма благоприятными для захоронения фациями, и в томской свите Кузнецкого бассейна. Значение и интерес обнаружения наземных позвоночных в этих свитах для мировой палеонтологии и стратиграфии континентальной перми Союза очень высоки.

Пока, за отсутствием данных, открытым остается вопрос о появлении фауны пермских Tetrapoda на территории СССР.

Обычная гипотеза о миграции гондванских форм из Южной Африки в СССР в свете современных исследований явно неудовлетворительна. Весьма трудно предположить, что такие тяжелые, малоподвижные, явно гидрофильные формы, как парейазавры и дейноцефалы, были способны к столь далеким миграциям. Также непонятна, если даже принять столь мощный импульс миграции, узкая локализация древних гондванских форм только на территории Европейской части Союза, в то время как в Европе в конце нижней перми — начале верхней — существовали также сходные континентальные обстановки.

Еще труднее объяснимо с точки зрения миграций наличие в СССР форм не только более прогрессивных, но и более примитивных, чем все известные в Южной Африке. Последнее обстоятельство как будто может служить в защиту мнения южно-африканских геологов о миграции гондванской фауны Tetrapoda, наоборот, из СССР в Южную Африку. Однако это толкование абсолютно исключается неизмеримо большим качественным и количественным разнообразием форм фауны Карроо в Южной Африке, которая не могла ни развиться из имеющихся в СССР родов, ни тем более непосредственно мигрировать.

Изложенные соображения приводят к представлению, что гондванская фауна пермских наземных позвоночных была фауной определенного климатического (вероятно, довольно умеренного) пояса, имевшего очень широкое распространение на поверхности земли в пермскую эпоху. В соответствии с этим гондванская фауна развивалась на чрезвычайно большой площади суши, и географические зоны расселения наземных позвоночных в палеозое не были так дробно разделены, как, скажем, теперь. Подавляющее преобладание маммалообразных рептилий в гондванской фауне есть также явление не случайное, а стоящее в прямой связи с общими физико-географическими условиями и впоследствии, при улучшении этих условий в мезозое, утерянное.

Последние находки типичных для Южной Африки форм в Западном Китае (Синцзян) и Южной Америке (Бразилия) подтверждают очень широкое распространение гондванской фауны Tetrapoda.

Фауна наземных позвоночных нижней перми Северной Америки принадлежит, повидимому, другой климатической зоне; все формы, в ней представленные, имеют гораздо более „рептильный“ характер. В то же время многие роды из нижней перми Америки стоят близко к вероятным предкам гондванских форм, так что североамериканская фауна может рассматриваться как исходная для гондванской. Отдельные группы фауны Северной Америки, главным образом сеймурии и пеликозавры, просуществовали сравнительно долгий период времени, расселившись в Европу и, вероятно, в Азию и впоследствии войдя в состав биоценозов гондванской фауны. Подобную же судьбу претерпели и самые древние обитатели суши — стегоцефалы, которые расселились из древней суши — Эрии по материкам Америки и Евразии еще в карбоне и затем интенсивно развивались в кли-

матическом поясе северо-американской фауны Tetrapoda. Физико-географические условия Гондваны не были благоприятны для стегоцефалов, вследствие чего мы видим здесь малое количество форм.

В согласии с вышеизложенным можно наметить следующую краткую предварительную схему истории развития фауны пермских и триасовых Tetrapoda на территории Европейской части СССР.

На границе верхней и нижней перми, вдоль западного склона Урала, в то время бывшего высокой горной страной, существовала узкая полоса суши, прорезанная многочисленными временными и постоянными потоками и усеянная озеровидными бассейнами. Реки сносили сюда с Урала значительные массы песчано-глинистых осадков, причем направление сноса, повидимому, шло на юго-запад. В более близких к горной стране областях речные долины заполнялись галечниками из уральских пород (Башреспублика), быстрые воды нагромождали массы стволов крупных деревьев, повидимому, росших в предгорной области, и лишь в озеровидных бассейнах или отдельных старицах отлагались пелитовые осадки, впоследствии давшие линзы мергелей. Удаленные к юго-западу районы (Каргалинский) получали уже только более тонкий песчаный и глинистый материал, водные потоки дробились на множество рукавов, частью пересыхавших. Близость базиса эрозии — моря — обусловливала интенсивное накопление осадков дельтового типа. На поверхности суши существовала довольно обильная растительность, в водоемах и потоках обитали многочисленные пресноводные беспозвоночные. Увеличение водной массы, вероятно, последовало за усилением поднятий западного склона Урала в конце кунгурского века и связанным с этим изменением климатических условий на более умеренные.

Перечисленные внешние условия способствовали расселению дейноцефаловой фауны, которая, возможно, выселилась сюда или с суши сибирского континента, или из южных областей Евразии. Обилие вод также благоприятствовало развитию различных форм стегоцефалов. В дальнейшей эволюции дейноцефалы достигли значительной величины и расселились к западу вместе с отступлением Казанского моря. В конце дейноцефаловой II зоны фации медистых песчаников проникли к западу до р. Вятки, куда последовала и дейноцефаловая фауна. Последние отложения этого цикла мы видим — на крайней западной границе — между Волгой и Свиягой, близ Тетюш, когда с уменьшением количества вод и ослаблением эрозии прекратилось поступление медных солей с Урала и вследствие ухудшения внешних условий произошло вымирание дейноцефаловой фауны. На месте песчано-глинистых фаций началось отложение химических осадков в лагунах с повышенной концентрацией солей при слабом притоке пресных вод.

Типично водные стегоцефалы (Platyops и Melosaurus) некоторое время продолжали существовать в уцелевших пресноводных бассейнах и при концентрации рыб в немногочисленных озерах и лагунах в короткий срок быстро размножились. Стегоцефалам сопутствовали мелкие рептилии из групп Cotylosauria и Pelycosauria, уцелевшие при изменении внешних условий. С дальнейшим усыханием бассейнов и все увеличивающейся концентрацией солей началась массовая гибель фауны стегоцефалов.

В это же время на севере количество вод не подверглось столь резкому уменьшению, и около отдельных бассейнов обильно размножилась фауна мелких рептилий, которые были способны перенести ухудшение внешних условий и сужение ареалов обитания, чего не могли сделать крупные последние дейноцефалы. Однако дальнейшее продолжение неблагоприятной обстановки не позволило фауне III зоны долго просуществовать и войти в биоценозы следующих фаунистических комплексов. В начале татарского века снова происходит оживление эрозии и отложение только песчано-глинистых фаций. Теперь текущие с Урала и Тимана на запад воды растекаются по гораздо большему участку суши и, естественно, сливаются в крупные реки, разделенные равнинными пустынными водо-

разделами. По берегам этих рек расселяется парейазавровая фауна, составляющая сравнительно узкий приречный биоценоз; единственный род стегоцефалов Dvinosaurus переходит к исключительно подводному существованию. В конце татарского века крупные реки исчезают, обусловливая гибель тесно связанной с ними парейазавровой фауны. Начинается периодическое однообразное накопление осадков пестроцветной толщи. Эти периодические колебания процессов отложения осадков, отраженные в правильном чередовании равномерных слоев красных известковистых глин и голубовато-серых глинистых песков и песчаников, повидимому, не давали возможности развития фауне Tetrapoda. Далее в отложении пестроцветной толщи наступил перерыв, и по всей огромной равнине обильными потоками, вероятно, с севера, растеклись пресные воды, отлагавшие на размытой поверхности мергелей слои серых песков и конгломератовидных песчаников. По всей равнине быстро расселилась и, при отсутствии конкуренции, сильно размножилась фауна неорахитомных лабиринтодонтов Benthosuchus и Wetlugosaurus. Эти благоприятные условия просуществовали очень недолго, и вслед за ними снова началось такое же периодическое накопление пестроцветных осадков, приведшее к массовой гибели фауны Tetrapoda на всей огромной площади ее развития. Только на юге Европейской части Союза, повидимому в отдельных речных бассейнах, уцелевают некоторые формы лабиринтодонтов, впоследствии населившие VI фаунистическую зону горы Большое Богдо.

Изложенная картина развития пермской фауны СССР страдает многими очевидными неясностями. Совершенно не выяснен вопрос о месте существования гондванской фауны в эпоху „разрыва" между дейноцефаловой и парейазавровой фауной, равно как и вопросы появления форм III и V зоны. Имеющиеся находки определенно указывают на наличие в I и II зоне примитивных парейазавров и дицинодонтов, но неполнота материала не дает возможности проследить историю их развития.

Заканчивая свой очерк, я считаю необходимым подчеркнуть, что предлагаемая схема развития пермской фауны Tetrapoda СССР является лишь первой предварительной наметкой действительно имевших место процессов.

Основной задачей настоящей работы была попытка помочь в выборе путей дальнейших исследований интереснейшей фауны древних наземных позвоночных СССР и континентальных отложений перми Союза.

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР
Москва

Поступило 31 октября
1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Архангельский А. Д., Геологическое строение СССР, Москва, 1934.
[2] Бубнов С., Геология Европы, т. II, ОНТИ, Москва — Ленинград, 1935.
[3] Ефремов И. А., Условия нахождения остатков лабиринтодонтов в верфенском ярусе горы Большое Богдо, Труды Геол. музея АН, т. III, 1928.
[4] Ефремов И. А., Остатки стегоцефалов с р. Камы, Труды Геол. музея АН, т. IV, 1929—1930.
[5] Ефремов И. А., Местонахождения стегоцефалов на северо-востоке Европейской части СССР, Доклады АН, 1929.
[6] Ефремов И. А., Местонахождения пермских наземных позвоночных в медистых песчаниках юго-западного Приуралья, Известия АН, ОФМ, 5, 1931.
[7] Ефремов И. А., Материалы по пермо-триасовым лабиринтодонтам. 1. Лабиринтодонты кампильских слоев горы Большое Богдо. 2. К морфологии Dvinosaurus, Труды Палеонтол ин-та, т. I, 1932.
[8] Ефремов И. А., Заметки о пермских Tetrapoda и местонахождениях их остатков, Труды Палеонтол. ин-та, т. VIII, вып. I, 1937.
[9] Ефремов И. А., О стратиграфическом подразделении континентальных перми и триаса СССР по фауне наземных позвоночных, Доклады АН, т. XVI, № 2, 1937.
[10] Ефремов И. А., Предварительное описание новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных Союза, Тр. ПИН АН (в печати).

Ефремов И. А., Некоторые новые пермские рептилии СССР, Доклады АН, т. XIX, № 9, 1938.

Ефремов И. А., Каргалинская фауна пермских рептилий из медистых песчаников Приуралья (рукопись).

Кузьмин Ф. М., Нижнетриасовые стегоцефалы Окско-Цнинского вала, Ежег. Русск. Палеонт. о-ва, т. X, Ленинград, 1935.

Рябинин А. Н., Trematosuchus (?) Jakovlevi n. sp. из нижнетриасовых отложений окрестностей г. Рыбинска, Известия Геол. ком-та, т. XLV, Ленинград 1927.

Рябинин А. Н., Wetlugosaurus angustifrons из нижнего триаса Ветлужского края, Ежег. Русск. Палеонт. о-ва, т. VIII, 1930.

Яковлев Н. Н., Триасовая фауна позвоночных из пестроцветной толщи Вологодской и Костромской губ., Геол. вестник, т. II, № 4, Петроград 1916.

Boonstra L. D., The phylogenesis of the Pareiasauridae: a study of evolution. South Africa. Journ. of Sc., v. 29, Cape Town 1932.

Broom R., On the Classification of the Karroo System, Repr. and Add. S. A. A. A. Science, v. 2, Johannesburg 1905.

Broom R., On the Geological Horisons of the Vertebrate Genera of the Karroo Formation, Records Albany Mus., v. 2, № 2, Grahamstown, 1907.

Broom R., The Mammal-like Reptiles of South Africa, London 1932.

Efremov J., Benthosaurus sushkini, ein neuer Labyrinthodont aus dem permo-triassischen Ablagerungen des Scharschenga-Flusses, Известия АН, ОФМ, № 8, 1929.

Efremov J. A., Über die Labyrinthodonten der U. d. S. S. R. II. Permische Labyrinthodonten der früheren Gouvernements Wijatka, Труды Палеонтол. ин-та, т. II, 1933.

Hartmann-Weinberg A. R., Zur Systematik der Nord-Duna Pareiasauriden, Palaeont. Zeitschrift, Bd. 12, № 1, 1930.

Hartmann-Weinberg A. P., Pareiasauriden als Leitfossilien, Проблемы палеонтологии, т. II — III, Москва 1937.

Hartmann-Weinberg A. P. and Kuzmin T. M., Untertriadische Stegocephalen der Oka — Zna Antiklinale, Проблемы палеонтологии, т. I, Москва 1936.

Haughton S. H., A Review of the Reptilian Fauna of the Karroo System, Transactions Geol. Soc. of South Africa, Johannesburg, 1919.

Haughton S. H., The Fauna and Stratigraphy of the Stormberg Series, Annals South Afric. Museum, v. 12, № 8, Edinburg 1924.

Haughton S. H., A Bibliographic List of the pre-Stormberg Karroo Reptiles with a table of horizons, Trans. Roy. Soc. of South Africa, v. 12, № 2, Cape Town 1924.

Huene F., Die Südafrikanische Karrooformation als geologisches und faunistisches Lebensbild, Fortschritte d. Geol. u. Pal., II, 12, Berlin 1925.

Huene F., Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes an der Zeitenwende, Lief. I und II, Tübingen 1935—1936.

Juan P. L. a. Joung C. C., On the occurrence of Lystrosaurus in Sinkiang, Bull. Geol. Soc. of China, v. 13, № 4, Peiping 1934.

Juan P. L. a. Joung C. C., On the discovery of a new Dicynodon in Sinkiang. Bull. Geol. Soc. of China, v. 13, № 4, Peiping 1934.

Joung C. C., On two skeletons of Dicynodontia from Sinkiang, Bull. Geol. Soc. of China, v. 14, № 1, 1935.

Krenkel E., Geologie Afrikas, Bd. I, II und III, Berlin 1928—1934.

Nielsen E., The Permian and Eotriassic Vertebrate-bearing Beds at Godthaab (East Greenland), Meddelelser om Grønland, Bd. 98, København, 1935.

Nopesa F., On some fossil reptiles from the Permian copper-bearing strata of Russia, Geologica Hungarica, v. 1, Budapest, 1928.

Romer A. S., Vertebrate faunal horisons in the Texas permo-carboniferous Red-Beds, Bull. Geol. Soc. America, 1927.

Romer A. S., Early history of Texas Red-Beds Vertebrates, Proceed. Geol. Soc. of America 1935.

Säve-Söderbergh G., On the dermal bones of the head in the Labyrinthodont Stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic Stegocephalians from East Greenland, Meddelelser om Grønland, Bd. 98, № 3, København 1935.

Säve Soderbergh H., On the morphology of the triassic Stegocephalians from Spitsbergen and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia, Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Bd. 16, № 1, Stockholm 1936.

J. A. EFREMOV. ON THE PERMIAN TETRAPODA-FAUNA OF THE USSR AND STRATIGRAPHICAL SUBDIVISION OF THE CONTINENTAL PERMIAN

RESUME

In accordance with all the above said, it is possible to draw the following brief preliminary sketch of the history of development of the fauna of Permian and Triassic Tetrapoda on the territory of the European Part of the USSR.

On the verge of the Upper and Lower Permian, along the western slope of the Urals, which at that time represented a high mountain country, stretched a narrow stripe of land, intersected by numerous temporary and constant streams and studded with scattered lake-like basins. Rivers brought hither from the Urals plenty of sandy-clay sediments, which transportation proceeded in South-West direction.

In the regions nearer to the mountain country, the river valleys were being filled up by the pebble-beds of Ural rocks (Bashkir republic); the rapid waters piled up heaps of large trunks of trees, which evidently flourished in the mountain region; and only in the lake-like basins or in separate branches of rivers deposited the pelitic sediments, which later on formed the lenses of marles. Only finer-grained sandy and clay material reached the regions located farther South-Westward (e. g. Kargala region); the water streams divided here into scores of branches, part of which was drying. The close neighbourhood of the basis of erosion — the sea-created conditions for an intensive accumulation of sediments of delta type. On the surface of land flourished rather luxurious vegetation; the water basins and streams abounded in fresh water invertebrates. The increasing of the amount of water apparently ensued from the intensifying of the epeirogenetic process of the Western slope of Urals in the end of the Kungurian and caused by this process changes in climatic conditions, which became more temperate.

The above mentioned external conditions promoted the settling about of the Deinocephalian fauna, which probably migrated thither either from the Siberia continent, or from the South regions of Eurasia. The abundance of water was also a favourable factor for the development of different forms of Stegocephalians. With further evolution, the Deinocephalians had attained rather great proportions, and migrated Westward along with the retiring of the Kazan sea. In the end of the Deinocephalian II zone, the facies of cupriferous sandstones expanded Westward up to the Vjatka river; whither the Deinocephal fauna followed too. The latest deposits of the cycle were discovered — their extreme Western boundary — in the region between the Volga and Svijaga rivers, near Tetyushy town; they refer to the time, when in connection with the decreasing of the amount of water and slackening of the process of erosion ceased the supply of copper salts from the Urals, and due to the change for the worse of external conditions began the dying out of the Deinocephalian fauna. In the region of sandy clay facies, in the lagoons with high concentration of salts and but slight inflow of fresh waters began the depositing of chemical sediments.

The typical aquatic Stegocephalians existed for some time longer in the remained fresh water basins, and along with the concentration of fishes in the few lakes in a short time rapidly increased in number. The Stegocephalians were concomitant by the small-sized Reptiles of the groups Cotylosauria and Pelycosauria, which survived the change of external conditions. With further drying of the basins and ever intensifying concentration of salts, began the mass perishing of the fauna of Stegocephalians. At the same time, in the Northern regions the process of decreasing of the amount of water was not so abrupt, and around the separate basins abundantly increased the fauna of small-sized Reptiles, that were apt to stand the change for the worse of the external conditions, which could not do the last big-sized Deinocephalians. But the further development of unfavourable conditions of environment, did not allow the fauna of the III zone to exist for a long period of time and to come into the composition of the biocenosises of the next faunistic complexes.

In the beginning of the Tartarian epoch again took place some revival of the process of erosion, with depositing of only sandy-clay facies. The waters, running from the Urals and Timan Westward, overflowed a considerably more expansive area, and naturally the separate streams united into great rivers, divided by plain, arid water-sheds. The banks of these rivers became inhabited by the Pareiasaurian fauna, forming a comparativaly narrow riverine bioce-

nosis; the only genus of Stegocephalians represented here — Dvinosaurus — assumes the exclusively underwater mode of living. In the end of the Tartarian the great rivers disappear, which caused the perishing of the Pareiasaurian fauna, whose existence was closely connected with them. Takes place the periodical accumulation of deposits of variegated series. Such periodical waverings in the process of stratification of deposits, which is reflected in the regular alternation of uniform layers of red marls and bluish-grey sandy marls, — apparently prevented the Tetrapoda fauna from developing. Later on, in the process of stratification of the variegated series took place an interruption, and throughout the whole enormous valley overflowed abundant streams of fresh water, — evidently running from North, — depositing over the eroded surface of marls layers of grey sands and conglomerate-like sandstones.

The whole plain was rapidly inhabited by the fauna of neorhachitomous Labyrinthodonts-Benthosuchus and Wetlugosaurus, which due to the absence of rivals greatly increased in number. Such favourable conditions existed for a very short space of time and were again substituted by a similar periodical accumulation of variegated sediments, entailing the mass perishing of Tetrapoda fauna throughout the whole enormous area of its spread. Only in the South region of the European Part of USSR, apparently in separate river basins, remained some forms of Labyrinthodonts, which escaped destruction and later on inhabited the faunistic VI zone of the Bolshoye Bogdo mountain.

The presented picture of development of the Permian fauna of the USSR is open to criticism in that it lacks clearness in many a point. In particular, the question of the region of inhabiting of the Gondwana fauna in the time of „interruption" between the Deinocephalian and Pareiasaurian faunas, as well as the question of appearance of forms of the III and V zones, remain quite unelucidated. The available findings of remains, assuredly indicate the presence in the I and II zones of primitive Pareiasaurs and Dicynodonts, but the unfullness of the available material does not allow to retrace the course of their development.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

CLASSE DES SCIENCES BIOLOGIQUES

ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

В. Н. ЖЕЛЕЗКОВА и Е. Д. КОНЖУКОВА

ОПЫТ БИОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ НИЖНЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ ПРОДУКТИД СЕЛИЖАРОВСКОГО РАЙОНА

(Представлено академиком А. А. Борисяком)

Стратиграфическое и палеонтологическое описания

Основные обнажения, позволяющие получить наиболее полные фаунистические сборы, имеются в известняковых ломках под д. Баранова Гора, Подол и Селище.

Под небольшим слоем почвы здесь вскрыта толща нижнекаменноугольных известняков общей мощностью (по данным В. А. Котлукова) 12—15 м, подстилаемая песчано-глинистым слоем 1—1½ м мощности. В карьере у д. Баранова Гора прослеживаются верхи этой толщи; в ломках под д. Подол самого верхнего слоя уже не наблюдается, и разрез захватывает более низкие ее части; в небольшой ломке под д. Селище наблюдаются нижние части толщи, видимой под д. Подол, — возможно, более низкие ее слои, а в береговой полосе озера Волго, в конце д. Селище, наблюдается самая нижняя часть толщи с подстилающим ее песчано-глинистым слоем, ниже которого лежат известняки толщи *a*.

В. А. Котлуков упомянутую толщу, залегающую выше песчано-глинистых пород, подразделяет литологически на 4 слоя (сверху вниз): а) серые и светло-серые мелкокристаллические известняки, заключающие весьма интересный и своеобразный комплекс фауны гигантелл с неправильными окремнениями и многочисленными пустотами карстового происхождения; б) известняки, сходные по составу с вышележащими, но отличающиеся характером окремнения: последнее выражено довольно выдержанными прослоями сближенных желваков кремня; карстовые явления развиты слабо; бедны фауной, но встречаются обогащенные участки, переполненные тонкостворчатыми брахиоподами; характерно отсутствие грубоскладчатых гигантелл; в) известняки светлосерые, плитчатые, мелкокристаллические, однородные, с подчиненными прослоями землистых рассыпающихся известняков. Характерны крупные полости, выполненные железистым песком и песчаной глиной (древний карст); фауна распределена неравномерно и состоит из мелких продуктид и, редко, единичных кораллов; г) известняки, сходные по характеру с вышележащими, но менее закарстованные; в основании масса колониальных кораллов (главным образом *Chaetetes*), вообще же бедны фауной.

Наши личные наблюдения, а также наблюдения Р. Ф. Геккер и выводы М. В. Караевой, производившей монографическую обработку кораллов этого района по материалам В. А. Котлукова, позволяют всю эту толщу известняков подразделить на две части: на верхнюю гигантелло-коралловую или b^2 (по М. В. Караевой) и нижнюю мелко-брахиоподовую или b^1 (по тому же автору). Основания, позволившие принять подобного рода деление, следующие: верхняя часть этой толщи, мощностью до 3 м, переполнена грубоскладчатыми гигантеллами и колониальными кораллами;

мелкие брахиоподы, в ней также встречающиеся, занимают подчиненное положение. Нижняя часть толщи, наоборот, характеризуется отсутствием грубоскладчатых гигантелл; мелкие брахиоподы имеются в ней в большом количестве и разнообразны по видовому составу, но распространены не послойно, а отдельными скоплениями — „гнездами"; кораллы занимают здесь уже подчиненное положение, и редко встречающиеся одиночные и колониальные *(Chaetetes)* формы носят скорее случайный характер (хотя В. А. Котлуков и упоминает о большом их количестве в слое 2, но в коллекции его, обработанной М. В. Караевой, образцов из этого слоя не имеется). Из других групп животных здесь встречены пелециподы и головоногие, но в небольшом количестве.

Как указано выше, гигантелло-коралловый слой прослеживается полностью в карьере у д. Баранова Гора, где повсюду, как в стенках, так и в имеющихся здесь пещерах, можно наблюдать некоторые раковины, особенно *Gigantella gigantea* Mart., в прижизненном положении (подробное описание дано во второй части работы). Гигантелло-коралловый слой местами подвергся окремнению, и фауна, заключенная в этих участках, окремнена также. Особенно хорошо можно наблюдать гигантелл в пещерах, потолок которых густо усеян их раковинами. Несмотря на то, что обилие отдельных экземпляров велико, основную массу составляют представители грубоскладчатых *Gigantella gigantea* Mart., преимущественно *Gig. gigantea* Mart. var. *typica* Sar. Эти формы несколько отличаются, как в деталях внешней формы, так и, частично, некоторыми изменениями во внутреннем строении от одноименных представителей, имеющихся в толщах *a* и *b* разрезов рр. Мсты, Прикши, Рагуши, Пикалева и Тутоки северо-западного крыла, так и в окской свите южного крыла Подмосковного бассейна, описанных Сарычевой[4] и Янишевским[8].

Наряду с *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar. имеются и другие представители грубоскладчатых Gigantella, но уже в значительно меньшем количестве; при этом они являются не типичными представителями описанных Сарычевой вариететов вида *Gig. gigantea*, а скорее переходными от одного к другому. Более близкими к оригиналам Сарычевой являются *Gig. gigantea* Mart. aff. *inflata* Sar.; вариететы же *crassa* Mart. и *sinuata* Sar. возможно лишь констатировать как переходные от var. *crassa* Mart. к var. *typica* или *inflata* Sar. Из других представителей рода *Gigantella* в гигантелло-коралловом слое встречены *Gig. latissima* Sow. var. *prisca* Sar., *Gig. latissima* Sow. var. *expansa* Sar., *Gig. varians*? Sar. и *Gig. striato-sulcata*? Schwetz.

Из мелких брахиопод встречены: *Productus* (*Echinoconchus*) *elegans* M'Coy, *Pr.* (*Avonia*) *joungianus* Dav., *Pr.* (*Dictyoclostus*) *pugiliformis* Jan., *Squamularia lineata* Mart., *Athyris* (*Composita*) *ambigua* Sow., *Martinia angulosinuata* Jan. и *Productus prikschianus* Jan. Эти брахиоподы встречены в небольших количествах, они рассеяны в слое и не занимают в нем определенных участков. Наряду с представителями рода *Gigantella* в верхней части описываемой толщи встречено также и обилие кораллов: массовое развитие рода *Dibunophyllum* (около шести видов), большое количество *Lonsdaleia floriformis* Flem., *Nemistium*, *Chonaxis* и несколько видов *Chaetetes*. Кораллы часто встречаются в прижизненном положении, а если они перевернуты, то совершенно не окатаны, что указывает на их захоронение вблизи от места их жизни.

Несколько иная картина наблюдается в нижней части толщи. Как указано выше, грубоскладчатых *Gigantella gigantea* Mart. найдено не было. Единственным представителем рода *Gigantella* является *Gig. latissima* Sow. var. *prisca* Sar. и несколько плохо сохранившихся экземпляров гигантелл, которые с некоторым сомнением относятся нами к *Gig. latissima* Sow. var. *expansa* Sar. Представители мелкобрахиоподовой фауны, как указано выше, встречены скоплениями — „гнездами"; как видовой состав, так и количество их обильны и разнообразны. Продуктиды, кроме упомянутой *Gig.*

latissima Sow. var. *prisca* Sar. представлены следующими формами: *Linoproductus tenustriatus* Vern., *Pr.* (*Echinoconchus*) *elegans* M'Coy (встречены и в верхней части толщи), *Pr.* (*Avonia*) *joungianus* Dav., *Pr.* (*Eomarginifera*) *lobatus* Sow., *Pr.* (*Eomarginifera*) *longispinus* Sow., *Pr. prikschianus* Jan., *Pr.* (*Buxtonia*) *scabriculus* Mart., а также и другие брахиоподы: *Schizophoria resupinata* Mart., *Spirifer* ex gr. *trigonalis* Mart., *Camarotoechia* pleurodon Phill., *Athyris* (*Composita*) *ambigua* Sow., *Dielasma sp.*, а также Pelecypoda (*Edmondia sulcata* Jan., *Solenomya sp.*), Gastropoda (*Bellerophon* sp., *Naticopsis* sp. и др.) Nautiloidea (*Coeloceras sp.*, *Coelogastrioceras* sp., *Endolobus* sp.); на берегу озера Волго вблизи выходов этой толщи под д. Селище найден *Coelonautilus planotergatus* M'Coy. Кроме того, были встречены колонии Bryozoa, глабели и хвостовые щиты *Phillipsia mucronata* Phill. Наряду с указанными формами, в той и другой части толщи встречены Foraminifera, Ostracoda, Crinoidea (членики стеблей). Количество кораллов в нижней толще значительно меньше, чем в верхней. Изредка встречаются только отдельные экземпляры *Cyclophyllum, Dibunophyllum* и *Chaetetes.*

Анализируя вышеуказанный состав фауны, где, наряду с крупными *Gigantella gigantea* Mart. окского времени, уже встречаются представители Серпуховского моря (*Spirifer* ex gr. *trigonalis* Mart., *Pr.* (*Eomarginifera*) *lobatus* Sow., *Linoproductus tenuistriatus* Vern. и др., приходится говорить о переходном возрасте этой толщи. Сарычева[5] относит ее к веневскому горизонту окской свиты. Котлуков отнес ее также к веневскому горизонту и, считая, „что наличие крупных грубоскладчатых *Gigantella* решает возраст толщи", добавляет, что она является толщей *b* по З. А. Богдановой; последняя же в своих статьях 1929 г.[1] и 1932 г.[2] относит толщу *b* или к серпуховскому возрасту или же считает „соответствующей контакту серпуховских и продуктусовых отложений".

Такое неопределенное положение толщи b в общей стратиграфической схеме нижнекаменноугольных отложений нашего района вызвано тем, что основные формы ископаемых животных этой толщи встречаются ка в окских, так и в серпуховских слоях.

Достаточная мощность толщи b — 12—15 м. — в западной части Подмосковного бассейна и 10—7 м в северо-западном его крыле — характеризует довольно устойчивый морской режим на значительном промежутке времени, о чем говорит и отсутствие каких-либо песчано-глинистых прослоев в самой толще, указывающих на перерывы в ее отложениях; нахождение же различных форм мелких брахиопод серпуховского облика и грубоскладчатых и толстостворчатых окских гигантелл указывает на различные фации. Близость береговой полосы, небольшая глубина бассейна, наличие большого количества кальциевых солей и соответствующая питательная среда — создавали хорошие условия для развития и жизни кораллов и гигантелл. Более спокойный водный режим полосы, удаленной от берега, — либо более глубоководный, либо типа заливов, — представлял хорошие предпосылки для обильного развития мелкой брахиоподовой фауны, ее нормального роста и обилия как в видовом, так и в количественном отношении. Возможно, что не весь бассейн являлся благоприятным для их жизни, и эти формы селились в определенных его участках, вследствие чего мы и встречаем их отдельными скоплениями, „гнездами". Подводя итоги вышеизложенному и учитывая, что толща b является переходной от отложений окского времени к серпуховскому, мы и встречаем в разрезах те или другие формы, а часто и определенные комплексы, включающие обе группы форм, характеризующие фации данного периода, что подтверждается и нашим материалом.

Сарычева[4] выделила новый род *Gigantella* на основании изучения внутреннего строения целой серии различных *Productus giganteus* Mart. и близких к нему видов. Эта крайне важная работа, основанная на большом палеонтологическом материале, была чрезвычайно своевременна и отра-

зилась на последующей обработке группы *Productus giganteus* (Paeckelmann [10], Янишевский [7]). Дальнейшее выделение видов и вариететов хотя и произведено Сарычевой на основании внешних признаков раковины: формы раковины, ребристости и т. д., но подкрепляется имеющимися отличиями внутреннего строения.

Обильные сборы фауны прекрасной сохранности преимущественно в карьере у дер. Баранова Гора позволили нам после тщательной препаровки и изучения подметить новые детали внутреннего строения, несколько дополняющие анализ Сарычевой.

Gigantella gigantea Mart., var. *typica* Sar.

Таблица 1, фиг. 1, 2.

1809. *Conchyliolithus anomites giganteus* Martin. Petrificata Derbiensia pl. 15.

1836. *Producta gigantea* Phillips. Geology of Yorkshire, pl. VIII, fig. 5.

1847. *Productus giganteus* Koninck, Monographie du genre Productus, pl. II, fig. 1 a, b, c.

1858—1863. *Productus giganteus* Davidson, British Carboniferous Brachiopoda, Paleont. Soc., vol. II, pl. XXXVIII, figs. 1—4.

1928. *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Сарычева, Подмосковные продуктиды, табл. I, фиг. 1, 2 a—d.

1928. *Kansuella kansuensis* Chao, Productidae of China, pt. II, Paleontolog. Sinica, ser. B, fasc. 3.

1931. *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Paeckelmann, Die Fauna des deutschen Unterkarbons, 2 Teil, Taf. 22 Fig. 1 a-c, Taf. 25 Fig. 1 a-b.

Не давая подробного монографического описания этого вариетета, что очень хорошо и подробно сделано самим автором и к тому же не является задачей данной работы, укажем только на некоторые особенности барановогорских форм и их небольшие отличия от оригиналов, описанных Сарычевой.

Внешний вид *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar. Барановой Горы довольно близко подходит к фиг. 2 a — d табл. 1 работы Сарычевой, но резко отличается от фиг. 1 той же таблицы, а также и от *Gig. gigantea* Mart. var. *typica* Sar. боровичского разреза C_1^{mich}, которые имеются в нашем распоряжении и были просмотрены для сравнения. Эти отличия выражаются в следующем: большинство форм обладает гармонично развитыми, изящными, слегка закрученными, оттянутыми на концах ушками, расположенными в одной плоскости, и небольшой слегка выпуклой макушкой, несколько выступающей за замочный край. (Среди нашего материала встречаются некоторые экземпляры, имеющие прогибы на ушках, что создает внешнее впечатление довольно резко отделяющейся ушной части раковины от висцеральной; но эти прогибы располагаются на различных расстояниях от конца или начала ушей и носят характер случайных прижизненных смятий в этой области).

Грубые складки, бороздящие раковину на всем ее протяжении, начинаются не у самой макушки, а отступя 10—15 мм в направлении лобного края; они начинаются иногда почти незаметно, но, постепенно расширяясь и становясь более выпуклыми, переходят к лобному краю в резкие и глубокие, до 5—7 мм высоты, гребни, часто теряющие свою прямолинейность и загибающиеся на различных экземплярах то в правую, то в левую стороны раковины. Эти отклонения складок от прямолинейного направления, возможно, указывают на существование довольно сильных течений или волноприбойных движений воды, игравших некоторую роль в этих отклонениях.

Ребристость раковины довольно тонкая и почти правильная; у большинства измеренных экземпляров она не превышает 14—15 ребер на 10 мм.

В расположении шипов намечается некоторая закономерность: у большинства изученных форм они располагаются на гребне складок и реже между складками, но особенного порядка в их расстановке не наблюдается.

Анализ внутреннего строения *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar. дан подробно Сарычевой [4] и специальное описание дается в следующей главе этой работы. Укажем здесь только, что брахиальный аппарат расположен в близмакушечной части раковины; брахиальные поддержки (брахиальные гребни по Сарычевой) сравнительно узкие и имеют небольшие возвышения около срединного гребня, более выпуклые и острые, чем у других представителей рода *Gigantella*. Среди нашего материала были экземпляры, где возвышения брахиальных гребней оставили даже маленькие углубления на внутренней поверхности брюшной створки.

Приведенная ниже таблица заключает измерения некоторых форм.

Таблица измерений *Gigantella gigantea* Mart.
из Барановой Горы

Длина L	Ширина W	Высота H	Количество ребер на 10 мм R	Складчатость		Вздутость HW	Широтность WL
				Макушка Fp	Лоб. край Fa		
100	134	65	14	Слабая	Слабая	0.49	1.34
93	130	55	14	„	„	0.37	1.71
100	150	53	14	„	„	0.35	1.50
95	130	50	15	„	„	0.38	1.37

Gigantella gigantea Mart. var. aff. *inflata* Sar.

Табл. 1, фиг. 3, 4.

1928. *Gigantella gigantea* Mart. var. *inflata* Сарычева. Подмосковные продуктиды и т. д. (табл. I, фиг. 3 а—с и 4).

Указанная разновидность *Gigantella gigantea* Mart., помеченная нами через *affinis*, говорит о близости барановогорских *inflata* к типичным представителям этого вариетета, но не о полном с ними тождестве. Не повторяя здесь анализа этой формы, так как очень резких отличий от описания Сарычевой [4] нет, считаем необходимым указать следующее. Для нашей формы характерна менее вздутая и не так глубоко заходящая за замочный край макушка; складки начинаются хотя и несколько выше, чем у *Gig. gigantea* Mart. var. *typica* Sar., но не непосредственно от самой макушки, что особенно характерно для типичной *inflata*. Перегиб между ушками и висцеральной полостью не так резок, а в расположении шипов, складок и отклонений последних от прямолинейного направления имеются те же особенности, что выше было указано для *Gig. gigantea* Mart. var. *typica* Sar. (одинаковые прижизненные условия). Некоторая разница наблюдается и в соотношениях при измерении раковины *Gigantella gigantea* Mart. aff. *inflata* Sar. по сравнению с типичной *Gig. gigantea* Mart. var. *inflata* Sar. Если у Сарычевой измерения для *inflata* дают следующие величины: длина — 87 мм, ширина — 106 мм, высота — 52 мм, „вздутость" — 0.50 мм, „широтность" — 1.22 мм, то близкие по размерам образцы из Барановой Горы имеют длину — 80 мм, ширину — 110 мм, высоту — 45 мм, вздутость — 0.40 мм и широтность около 1.37 мм, что указывает на более широкие и менее вздутые очертания раковины.

Внутреннее строение вариетета *Gigantella gigantea* Mart. var. *inflata* Sar. специально Сарычевой не анализируется, и этот вариетет выделяется ею на основании внешних отличий от *Gig. gigantea* Mart. var. *typica* Sar.

1. *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar. Вид брюшной створки со стороны лобного края. Баранова Гора. Гигантелло-коралловый слой. Почти натур. вел.

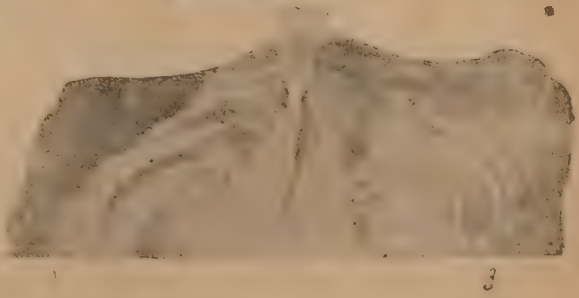
Fig. 1. *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar. View of the ventral valve from the side of the frontal margin. Baranova Gora, gigantello-coralline bed. Nearly natural size.

Фиг. 2. *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar. Кардинальный отросток спинной створки со стороны замочного края. Оттуда же. Почти натур. вел.

Fig. 2. *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar. Cardinal process of the dorsal valve from the side of the cardinal margin. Same locality. Nearly natural size.

Фиг. 4. *Gigantella gigantea* Mart. var. aff. *inflata* Sar. Вид брюшной створки со стороны лобного края. Оттуда же. Почти натур. вел.

Fig. 4. *Gigantella gigantea* Mart. var. aff. *inflata* var. View of the ventral valve from the side of the frontal margin. Same locality. Nearly natural size.



Фиг. 3. *Gigantella gigantea* Mart. var. *inflata* Sar. Кардинальный отросток со стороны внутренней поверхности спинной створки. Оттуда же. Почти натур. вел.

Fig. 3. *Gigantella gigantea* Mart. var. *inflata* Sar. Cardinal process from the side of the inner surface of the dorsal valve. Same locality. Nearly natural size.

Нами может быть указано, что, имея в основном большое сходство с *Gig. gigantea* Mart. var. *typica*, отпечатки внутренних органов расположены у *inflata* еще ближе к макушечной части, чем у *typica*, брахиальные конуса несколько уже и более выпуклы, еще резче выделяются выступы брахиальных петель — все это вместе придает очертаниям раковины более вздутый вид, чем у *typica*, а также и сильнее отделяет висцеральную часть раковины от ушной.

Gigantella gigantea Mart. var. *crassa* Mart.

1809. *Conchyliolithus anomites crassus* Martin, Petrificata Derbiensia, pl. 16.

1928. *Gigantella gigantea* Mart. var. *crassa* Сарычева. Подмосковные продуктиды, табл. I, фиг. 5 и табл. II, фиг. 1.

Типичных представителей этого вариетета нами не встречено, а те несколько форм, которые были в коллекции, скорее можно отнести к переходным к *Gig. gigantea* Mart. var. *inflata* Sar. или же var. *typica*. Возможность нахождения переходных форм в гигантелло-коралловом слое вполне естественна, так как преобладающей формой является *Gig. gigantea* Mart. var. *typica* Sar. и все разновидности ее существовали одновременно. Наряду с более или менее типичными *Gigantella gigantea* Mart. были встречены и еще грубоскладчатые представители этого вида с довольно выпуклой макушкой, слегка загибающейся за замочный край. Эти формы имеют как бы довольно широкую вдавленность посередине брюшной створки и сходны с изображенной Сарычевой на табл. II фиг. 2а *Gigantella gigantea* Mart. var. *sinuata* Sar. Но так как это углубление не сопровождается какими-либо изменениями во внутреннем строении этих форм и, видимо, является случайным повреждением брюшной створки раковины при жизни — мы не считаем возможным отнести эти формы к указанному вариетету *sinuata* Сарычевой, тем более, что сам автор на стр. 24 выделяет этот вариетет лишь на основании встреченного на 4 экземплярах синуса.

Этими вкратце описанными представителями исчерпывается группа *Gigantella gigantea* Mart.

Gigantella striato-sulcata? Schwetz.

В пределах исследуемого комплекса фауны этот вид выделяется под вопросом вследствие того, что типичных его представителей, вкратце описанных М. С. Швецовым [6] и подробно разобранных Т. Г. Сарычевой [4], среди наших сборов не имеется, встречено же несколько экземпляров, которые по толщине брюшной створки раковины и расположению и форме брахиального аппарата очень близки к указанному виду.

Размеры форм небольшие, почти в $1^3/_4$ раза меньше типичной *Gig. striato-sulcata* Schwetz., макушка узенькая, почти не выступает за замочный край; слабые складки намечаются уже во второй половине раковины и, приближаясь к лобному краю, становятся довольно заметными. Эти экземпляры имеют хорошо выраженную ребристость с некоторой последовательностью чередования более толстого ребра с 5—6 более тонкими; их расположение сохраняется почти на всем протяжении раковины, и лишь при приближении к лобному краю количество их несколько увеличивается путем интерполяции. Брюшная створка, как указано выше, толще, чем у представителей *Gigantella gigantea* Mart.

Такого резкого коленообразного загиба раковины, как у типичной *Gig. striato-sulcata* Schwetz., не наблюдается, однако некоторая расширенность формы в средней части имеется.

Внутреннее строение барановогорских форм близко к *Gigantella striato-sulcata* Schwetz. Брахиальный аппарат—гребни и конуса—расположены значительно ниже, чем у *Gigantella gigantea* Mart.; гребни их более ши-

рокие и короткие, имеют полукруглые очертания, и участки их, близкие к срединному гребню, не имеют таких выступов, как у *Gigantella gigantea*; брахиальные конуса более уплощены и шире, чем у указанного вида; их расположение несколько расширяет середину раковины, придавая ей слабую коленообразную изогнутость. Таким образом, сравнивая наши формы с типичными представителями вида *Gigantella striato-sulcata* Schwetz., отмечаем, что небольшая величина раковины, характер ребристости, небольшая складчатость и слабо намечающийся коленообразный изгиб раковины отличают наших представителей от типичных *Gig. striato-sulcata* Schwetz., а толщина брюшной створки, а также характер и расположение внутренних частей животного — сближают их с этим видом.

Gigantella latissima Sow.

В нашем распоряжении имеются представители *Gigantella latissima* Sow. var. *prisca* Sar. и *Gigantella latissima* Sow. var. *expansa* Sar.

Первая разновидность выражена чрезвычайно типично и никаких отклонений от описанной Сарычевой (4) не имеет, поэтому и останавливаться на ней нет необходимости; вторая же форма, встреченная в наших сборах, хотя в количестве всего нескольких экземпляров, но довольно хорошей сохранности, по своему внешнему виду несколько отличается от оригиналов, проанализированных Сарычевой (5).

Gigantella latissima Sow. var. aff. *expansa* Sar.

Раковина тонкая, средней величины, покрыта тонкими, но довольно ясно выраженными, правильными ребрышками; по замочному краю располагается наибольшая ширина раковины, она превышает ее длину почти в два раза; ушки длинные, оттянутые; макушка узкая, носик почти не выступает за замочный край. На середине брюшной створки имеется правильное синусовидное углубление, отражающееся не только на ядре брюшной створки, но и на спинной, вследствие чего внешний вид раковины отличается от типичной *Gigantella latissima* Sow. var. *expansa* Sar. Внутреннее строение наших форм не отличается от типичных *Gig. latissima* Sow., var. *expansa* Sar. и характеризуется сравнительно небольшим брахиальным аппаратом, заключенным в близмакушечном пространстве. Следует ли выделять наши формы в особый вариетет? Единственным признаком, отличающим их от типичных представителей *Gig. latissima* Sow. var. *expansa* Sar., является синусообразная вдавленность, несколько меняющая внешний вид раковины. Но является ли указанная вдавленность признаком, позволяющим выделить новый вариетет? Нам кажется подобного рода выделение нецелесообразным потому, что указанная вдавленность, наблюдаемая у очень незначительного количества экземпляров, могла зависеть от случайных факторов, влиявших в период роста животного.

В гигантелло-коралловом слое эта форма в наших коллекциях имеется всего в количестве трех экземпляров и встречена, как указано при стратиграфическом обзоре, и в нижележащей толще. Там она найдена в очень плохой сохранности: большинство остатков — это спинные створки, но с частично сохранившимся брахиальным аппаратом.

Мелкие брахиоподы, встреченные в гигантелло-коралловом слое в незначительном количестве, никакими особенностями не отличаются — здесь они занимают подчиненное положение.

Размеры статьи не позволяют детально проанализировать мелко-брахиоподовый комплекс нижней части толщи *b*; приходится лишь вкратце указать несколько наблюдений, произведенных над этой фауной.

Указанные выше скопления фауны „гнездами“ позволяют подобрать некоторые формы по возрастным стадиям, начиная от очень молодых

особей до взрослых; возможно, что большее их количество позволит построить ряды возрастной изменчивости. Нам удалось просмотреть подобным образом *Schizophoria resupinata* Mart., *Productus prikschianus* Jan., и *Pr. lobatus* Sow.

Schizophoria resupinata Mart. — форма очень распространенная в нижнекаменноугольных отложениях Подмосковного бассейна. Ее вертикальное распространение довольно велико — она проходит почти всю окскую и серпуховскую свиты. Обилие особей, заключенных в нижней части слоя *b*, дало возможность просмотреть до 50 экземпляров различных возрастов и постепенно возрастающей величины. Внешний облик взрослого экземпляра резко отличается от такового формы совсем молодой. Взрослая раковина *Schizophoria resupinata* Mart. обладает сильно вздутой спинной створкой с довольно глубоким вырезом посредине лобного края и почти плоской, даже слегка вдавленной брюшной створкой. У молодых экземпляров наблюдаются почти равномерно выпуклые обе створки, и их лобный край почти прямой, даже без намечающегося синусовидного выреза.

Соответственные возрастные изменения можно было проследить и на *Productus prikschianus* Jan., *Productus lobatus* Sow., а также на других брахиоподах, здесь встреченных. Присутствие в описываемом комплексе фауны большого количества молодых форм, позволяющих производить наблюдения на различных стадиях роста, очевидно объясняется благоприятными экологическими и этологическими условиями существования и развития этих форм. Отсутствие здесь грубоскладчатых *Gigantella gigantea*, а также и незначительное развитие кораллов, позволяют говорить о более спокойных условиях места обитания, а может быть, и о несколько большей глубине бассейна, являвшихся моментами, способствовавшими развитию мелких брахиопод.

Биологический метод исследования *Gigantella* из Барановой Горы

Задача настоящей главы — дать краткий набросок биологического метода исследования для слоя с банками *Gigantella*, стратиграфическое положение которого, а также и палеонтолого-систематическая характеристика интересующей нас фауны освещены в 1-й части настоящей статьи.

Исследование фауны, ориентировка ее компонентов в разрезе и взаимоотношения одних форм с другими позволяют представить себе и хотя бы частично изучить комплекс обитавших на дне форм и главные физико-географические факторы, действовавшие в древнем водоеме нижнекаменноугольного возраста.

Благодаря хорошей обнаженности (несколько глубоких пещер и значительная протяженность всего слоя) можно получить прекрасную картину дна, сплошь усеянного многочисленными хорошей сохранности раковинами *Gigantella*.

Их положение в массе совершенно закономерно. Все раковины цельные, двустворчатые, гармонично развитые, лежат брюшными створками вниз и расположены отдельными группами по 3—4 экземпляра вместе, причем их ориентировка друг относительно друга говорит о максимальном использовании пространства. Часть форм имеет макушки, обращенные вперед (к зрителю), другие лежат боком, третьи направлены вперед лобным краем, но при всем разнообразии ориентировки все лежат брюшными створками вниз. Очевидно, они здесь жили, росли и развивались, начиная с самых ранних личиночных стадий. О последнем свидетельствует значительное количество молодых (размером 10—15 мм) особей, сидящих на брюшной створке у лобного края, либо близ макушки взрослых экземпляров, или же просто на породе. Свободно плавающие личинки, вышедшие из зародышевых камер материнских особей, обитавших здесь же,

либо принесенные течением, встречали в этом бассейне достаточно благоприятные условия для прикрепления и дальнейшего развития.

Здесь, несомненно, была гигантеллевая банка, как об этом упоминает Геккер [3].

Банка гигантелл располагалась в самом близком соседстве с каким-то скоплением кораллов, быть может, коралловой же банкой или краевыми частями кораллового рифа. Главная масса одиночных и колониальных кораллов (*Lithostrotion*, *Syringopora* и др.), находимых здесь в перевернутом, боковом положении, без следов окатанности, изломов и повреждений, очевидно была перенесена из сравнительно близких мест. Меньшее количество представлено формами, жившими на месте, сравнительно хорошо развитыми, с устьями, обращенными вверх (стелющийся *Chaetetes*).

Очень часто кораллы селились на мертвых, перевернутых брюшных створках гигантелл, или, наоборот, покрывались сверху обломками раковин.

Порода, образующая слой, представляет крупнозернистый, кристаллический, чистый известняк, переполненный микрофауной, обломками раковин, кораллов и фораминиферами. Очень вероятно, что основным материалом при цементации и образовании известняка служили коралловый ил, скелеты и детритус микрофауны. Следовательно, реконструированные условия жизни сводятся к следующему: плотный грунт, состоящий из кораллового ила, обломков крупной и мелкой фауны, близость коралловых поселений, поставлявших как обломочный материал, так и дававших возможность переселения сюда и распространения живым кораллам; чистая, прозрачная вода с высоким процентом растворенных известковых солей; сравнительно высокая температура и довольно значительные движения воды; быть может, даже близость прибойной полосы недалекого рифа, создававшая постоянные резкие токи воды, а вместе с этим и усиленную аэрацию нижних придонных слоев.

Переходя теперь к рассмотрению биоценоза гигантеллевых банок на фоне изложенных выше физико-географических условий, необходимо, прежде всего, указать основные положения, характеризующие биологический метод изучения фауны и его необходимые выводы.

Биологический метод требует каждое ископаемое животное рассматривать прежде всего, как реально жившее когда-то в определенной среде и подчинявшееся строгим закономерностям взаимоотношений с разнообразными факторами этой среды и с окружающими организмами. Животное жило, значит, осуществляло разнообразные функции питания, газообмена, размножения и др. Поэтому всякий морфологический признак необходимо рассматривать с точки зрения его функции сравнительно-анатомически, сравнивая с близкими группами и ныне живущими формами, с учетом возможных и непременных колебаний изменчивости этого признака. В сущности ничего принципиально нового биологический метод не представляет. Тенденция к рассмотрению и учету внутренних черт строения имеется в той или иной степени у разных палеонтологов, прогрессивно возрастая в течение последних двадцати или тридцати лет. Но отсутствие подхода, учитывающего возможности вариационных кривых для различных комплексов признаков, с одной стороны, и с другой — рассмотрение имеющихся черт внутреннего строения в их статике, а не в динамике, заставляло большинство авторов переносить в конце-концов центр тяжести на чисто внешние признаки.

Только функционально-морфологический анализ, дающий возможность понять и восстановить работу каждого органа, позволяет оценить его значение и коррелятивные связи с другими органами в жизненном цикле животного. Анализ, проделанный подобным образом, заставляет выделить: 1) признаки особо важные, связанные с основными процессами жизнедеятельности животного и тем самым более стойкие (константные), подверженные меньшим изменениям под влиянием внешних факторов и 2) признаки, связанные лишь посредственно с главными жизненными

функциями животного и потому легче реагирующие на воздействие внешней среды.

Признаки, входящие в первую группу, менее пластичны на фоне разнообразных фаций. Основой их изменения является перемещение или мутационное изменение генного состава, что требует значительных отрезков времени для четкого выявления. Признаки второй группы меняются более легко в зависимости от тех или иных фациальных условий и могут проявляться относительно быстро в течение индивидуальной жизни животного.

Для группы *Gigantella gigantea* более стойкими, константными признаками I группы являются:

1. Размер, форма и положение кардинального отростка.
2. Форма и положение поддержек брахиального аппарата (связанного со спинной створкой):
   а) высокое близмакушечное положение;
   б) низкое положение, близ перегиба.
3. Форма и величина брахиальных конусов (спиральные руки животного); положение брахиальных конусов определяется аппаратом поддержек.
4. Величина, форма и расстояние от замочной линии диварикаторов (точки прикрепления диварикаторов обусловливают амплитуду открывательно-закрывательных движений раковины, от чего, в свою очередь, зависит интенсивность газообмена и питания).
5. Ребристость (тонкие, круглые, плоские ребра).

Все перечисленные признаки коррелятивно связаны между собой в той или иной степени, и изменение одного из них так или иначе отражается на остальных.

Признаками II группы, пластичными и более изменчивыми, являются:

1. Складчатость:
   а) количество и глубина складок; б) их направление.
2. Положение и величина ушей:
   а) величина (большие, средние, малые); б) положение высокое, низкое.
3. Расположение и количество игл и шипов.

Функция шипов может быть двоякой. Шипы, расположенные вдоль замочного края, выполняют чисто механическое назначение, служа для прикрепления раковины. Функция шипов, разбросанных по брюшной створке, во всяком случае для некоторых определенных групп продуктид, была чисто физиологической. Очень возможно, что эти трубчатые, полые внутри иглы служили для проведения воды внутрь мантийной полости.

Изучение всего комплекса гигантеллевых банок Барановой Горы с указанным выше биологическим подходом и выделением признаков разной значимости, дало следующие результаты. Вся фауна обладает в целом общими, сближающими разновидовые формы, внешними чертами. Этот общий облик определяется гармоничной, вытянутой в ширину формой тела и резкой грубой складчатостью. Последнее довольно естественно: длительно существовавшие, довольно четкие и определенные факторы фации стимулировали развитие определенных, пластично изменчивых признаков всех групп.

Преобладающей формой, широко развитой в описываемой гигантеллевой банке, является группа *Gigantella gigantea* Mart. Она подавляет численностью остальные группы гигантелл, представленных значительно более слабо. Фауна *Gigantella gigantea*, очевидно, имела здесь исключительно благоприятные условия для жизни и развития, способствовавшие образованию широких видовых вариаций. Отдельные вариететы группы *Gigantella gigantea* количественно выражены неодинаково. Максимальное развитие получают вариететы (представленные экземплярами всех возрастов), характеризующиеся высокой, сравнительно узкой макушкой, длинными, гармонично развитыми ушами и очень резкой, грубой складчатостью. Направление складок может быть в левую сторону или в правую.

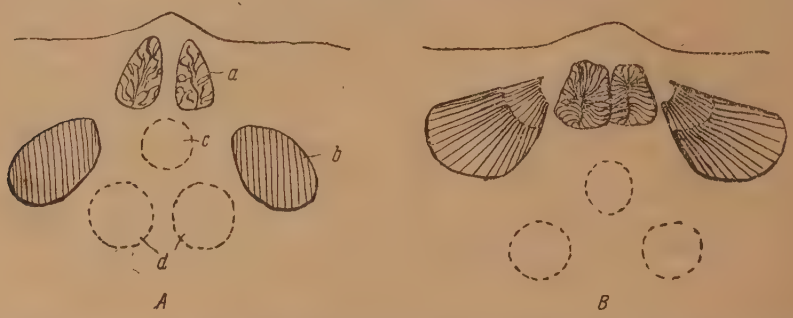
Приведенные выше условия среды и, самое главное, — наличие плотного

грунта, образованного массовым скоплением кораллового ила, скелетов микрофауны и обломков макрофауны, делают понятным это преобладающее развитие одних форм перед другими. Именно формам, гармонично развитым, правильных очертаний, с длинными, постепенно суживающимися ушами, легче всего было сохранять равновесие в изменчивых, довольно значительной силы токах воды, удерживаться от переворачивания или перебрасывания в ту или иную сторону. В случае совсем твердого скалистого грунта такая форма тела не была бы благоприятной; но коралловый ил с обломками скелетов, будучи достаточно плотным, все же давал возможность несколько погружаться брюшной створке гигантелл. Дальнейшие условия равновесия создавались уже правильным и гармонично развитым в ширину телом животного. Покачивания из стороны в сторону одиночных экземпляров, не стесненных пространственно близлежащими особями, вероятно, были. Но они могли только способствовать скорости вхождения и выхождения воды в мантийную полость, что могло давать даже некоторые преимущества в смысле интенсивности газообмена. Различное направление складчатости зависело от первоначального положения, в котором оказывалась молодая, растущая гигантелла относительно токов воды, обтекающих ее справа налево, или наоборот. Свойственные всем формам данной фации сходный облик, их отчетливо видимая „нетипичность" и уклонение по внешним признакам от описанных в литературе „эталонов" не давали возможности произвести определения и составить списки обычным, практикуемым палеонтологами, образом по внешнему виду брюшной створки. Чтобы иметь возможность выделить различные видовые группировки биоценоза, необходимо было проанализировать содержание и выражение у особей гигантеллевой банки стойких признаков I группы. Последующий анализ показал, что *Gigantella gigantea* ближе всего подходит к *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar. и несомненно является близкой, родственной формой по большинству стойких (константных) признаков. Очень высокое положение брахиального аппарата (брахиальные гребни, брахиальные конуса), их общая конфигурация, древовидное строение аддукторов и линейно-штриховое дивариkаторов, все это говорит за отнесение этих форм к типу *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar.

Но эти же формы имеют и резко отличный признак I группы. Кардинальный отросток, описанный Сарычевой в качестве родового признака трехлопастным, у формы с Барановой Горы становится почти четырехлопастным, благодаря глубокому разделению срединной лопасти. Это интересный факт, на котором стоит несколько остановиться. Как известно, кардинальный отросток служит местом прикрепления дивариkаторов (эта точка прикрепления лежит за осью движения и обусловливает здесь механизм рычага первого рода). От кардинального отростка пучок мышечных волокон идет косо вперед и, разделяясь на два, прикрепляется к внутренней поверхности брюшной створки. Сокращение этих мышц производит открывательное движение. Давидсон, Вернейль, Конинк, Сарычева и ряд других исследователей дают описание и рисунки, характеризующие строение замкового отростка. „В центре замочного края находится трехлопастный кардинальный отросток, заходящий вглубь раковины под носик брюшной створки. Средняя из лопастей большая, разделена продольной бороздой на две части, из которых каждая равна по величине одной из боковых лопастей отростка или даже несколько превосходит ее шириной" (Сарычева). [4]

У *Gigantella gigantea* Барановой Горы, как уже было указано, отросток скорее четырехлопастной. Срединная лопасть отростка очень глубоко разделена на два я ычка, которые расходятся в противоположные стороны. Две боковые лопасти развиты очень слабо, у разных экземпляров в различной степени, и основание каждой несколько удалено от общего основания двух средних лопастей. По отношению к замочному

краю и поверхности спинной створки кардинальный отросток расположен перпендикулярно. Каковы могли быть причины, заставившие кардинальный отросток измениться в таком направлении? Функция отростка — служить местом прикрепления дивариkаторов. Наличие трех лопастей говорит о прикреплении всей массы мышечного пучка тремя головками, причем средний пучок был наиболее мощным, с намечающимся подразделением на два (средняя лопасть имеет бороздку, делящую ее на две части). В процессе времени срединный мышечный пучок становился все более мощным, все резче обособлялись в его составе два отдельных самостоятельных пучка. Именно это и заставляло срединную лопасть разделиться на два язычка. Объем боковых мышечных пучков вследствие этого уменьшился; функциональная значимость боковых лопастей постепенно падала, и в результате они оказались представленными дегенерирующими, редуцированными образованиями, развитыми не в одинаковой степени, что является характерным для всякого рода дегенеративных признаков любого организма. Стимулом к такому перемещению центра тяжести прикрепления мышечных волокон на две срединные лопасти могли быть меняющиеся условия точек прикрепления мышц относительно оси движения. Последнее, в свою очередь, могло зависеть от изменения кривизны раковины. Внутренняя поверхность брюшной створки (или ядро со стороны брюшной створки) хорошо иллюстрирует вторые „точки опоры" мускулов-



Фиг. 1. a) Схема прикрепления дивариkаторов при трехлопастном кардинальном отростке (по Сарычевой). $^3/_4$ натур. велич. b) Схема прикрепления дивариkаторов при трехлопастном кардинальном отростке с глубоко рассеченной срединной лопастью (по Конжуковой). $^3/_4$ натур. велич.

Fig. 1. a) Scheme, showing the attachment of the divaricators with a threelobed cardinal processus (after Sarycheva), $^3/_4$ of natural size. b) Scheme of attachment of the divaricators with a threelobed cardinal processus, having the middle lobe deeply dissected (after Konjukova). $^3/_4$ of natural size.

открывателей. Верхние точки прикрепления дивариkаторов лежат высоко, что типично для всех *Gigantella gigantea*. Очертания правого и левого дивариkаторов в участках их прикрепления к брюшной створке имеют не овально-округлую форму, как это характерно для окских гигантелл, а скорее неправильную треугольную (фиг. 1, b). Вершина треугольника, обращенная к замочному краю, косо срезана. Сторона, ближайшая к кардинальной линии, идет вначале почти параллельно ей, постепенно отклоняясь вниз. Для *Gigantella gigantea* окской свиты Московской области, которых можно рассматривать как типичные образцы окских форм, описанных Сарычевой, очертания дивариkаторов, расположенных также очень высоко, имеют овально-округлую форму и более круто и резко спускаются вниз от замочного края. (Материал Е. Конжуковой 1932 г. Рисунки различных авторов; фиг. 1 a и b, схемы).

Трехлопастной кардинальный отросток вышеуказанных форм служил для прикрепления дивариkаторов, направлявшихся к нему единым мощ-

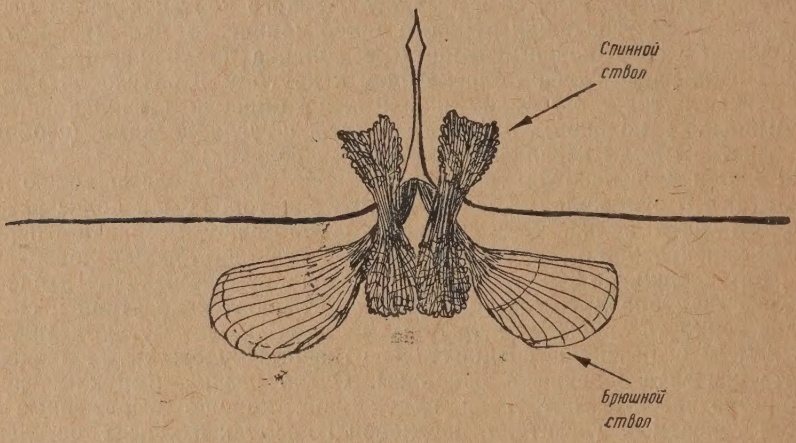
ным пучком с намеченными подразделениями на три основные компонента.

„Диварикатор" палеонтологически представляет собою след от прикрепления пучка мышечных волокон к внутренней поверхности брюшной створки. Форма, величина и глубина вдавленности его очертаний в раковинном субстрате говорит с достаточной степенью очевидности о мощности данного пучка, о направлении мышечных волокон. Изменение очертаний диварикаторов у форм Барановой Горы и их соотношение с замочным краем коррелятивно связаны с изменением срединной лопасти, с превращением ее в два язычка. Именно: мышечные волокна, ближайшие к замочному краю, прикреплялись по линии, равномерно и незаметно уклоняющейся вниз от направления замочного края, обусловливая тем самым более широкое раздвижение точек прикрепления волокон в правую и левую стороны от медиальной линии. Продольная штриховатость, характеризующая диварикатор, есть результат тесного контакта массы мышечных волокон, составлявших пучок, с микроскопически малыми участками внутреннего слоя раковины. Мышечные волокна прикреплялись тесными продольными рядами очень близко одно к другому и обусловливали, как след их контакта, чередование линейных возвышений (точки прикрепления мышечных волокон), перемежающихся с углублениями (свободное пространство между параллельными рядами волокон).

По аналогии с некоторыми современными брахиоподами можно предположить, что сухожильные основания диварикаторов были более развиты в средней части пучка, там, где волокна образуют небольшой перегиб в своем направлении от кардинального отростка к внутренней поверхности брюшной створки, обходя тесно примыкающие к ним изнутри мышечные волокна аддукторов. С этой точки зрения становится понятной и сравнительная тонкость линейных штриховатых возвышений и углублений, обязанных малому развитию соединительно-тканных сухожильных окончаний в месте контакта волокна и раковины. Очень резкие, выпуклые, древовидно-разветвленные очертания аддукторов, хорошо выраженные как у рассматриваемых гигантелл Барановой Горы, так и у всех остальных, быть может, говорят, опять-таки по аналогии с современными формами, о большем развитии сухожильных оснований мышечных волокон на их конечных отрезках, в местах контакта с брюшной и спинной створками. Приведенные ниже схемы иллюстрируют соотношение между диварикаторами и аддукторами у гигантелл Барановой Горы при реконструкции мышечного аппарата. На схеме фиг. 2 изображение дано условно для отогнутой назад более чем на 90° спинной створки, что для гигантелл было невозможно. Необходимо отметить, что однако не все *Gigantella gigantea* Барановой Горы имеют отросток, подобный вышеохарактеризованному. В коллекции Сарычевой имеется один экземпляр с хорошо выраженным типичным трехлопастным отростком.

Таким образом проведенный нами биологический анализ позволяет сделать следующие выводы: представители рассматриваемой группы являются прямыми и непосредственными потомками типичных окских *Gigantella gigantea* Mart var. *typica* Sar. Изменение пластических признаков II группы связано с определенными условиями. Измененные стойкие признаки I группы тесно связаны и легко могут быть выведены из типичного выражения этих признаков у форм нижележащих горизонтов окской свиты Московской области и свидетельствуют о значительном отрезке времени, отделяющем данные формы от их предков. Наличие среди фауны Барановой Горы достаточного количества *Gigantella gigantea* с резко выраженным изменением кардинального отростка говорит о стратиграфическом горизонте переходного типа, об эпохе отложения осадков, в который, наряду с формами, сохранившими черты или признаки более древние, появляются в значительном числе формы с признаками, свойственными уже более высоким горизонтам. Именно таким образом можно рассматривать

кардинальный отросток *Gigantella gigantea* Барановой Горы, глубокая рассеченность срединной лопасти которого придает ему облик, приближающийся уже к серпуховскому типу строения кардинальных отростков у *Gigantella gigantea*. Остальная фауна, входящая в состав биоценоза гигантеллевых банок, представлена значительно более слабо в количественном отношении. Имеющиеся здесь другие вариететы гигантелл — *Gigantella gigantea* Mart. var. *inflata* Sar. и *Gigantella gigantea* Mart. var. *crassa* Mart., сохраняя черты, позволяющие их генетически связывать с их окскими предками, имеют признаки II группы, измененные в такой же степени, как и у *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar. Более всего это заметно на экземплярах вариетета *crassa*, которые, отличаясь более широкой макушечной висцеральной областью, оказались в менее благоприятных фациальных условиях и потому дали более резкий ряд отклонений от



Фиг. 2. Реконструкция направления дивариkаторов и аддукторов (схема). Натур. велич.
Fig. 2. Reconstruction of direction of the divaricators and of the adductors (scheme). Natural size.

средней величины выражения вторичных признаков. Нет ни одной формы, которая могла бы быть безоговорочно названа *Gigantella gigantea* Mart. var. *crassa* Mart. Все имеющиеся в коллекции экземпляры скорее выглядят как формы, переходные между var. *crassa*, var. *typica* и var. *inflata*.

Несомненно интересна еще одна небольшая группа рассматриваемого биоценоза, представленная всего в количестве четырех экземпляров. Внешние признаки, характеризующие эту группу, свойственны всем особям биоценоза: сравнительно гармоничная форма, вытянутые уши, складчатость. Внутреннее строение (по имеющимся нескольким ядрам, показывающим положение дивариkаторов и брахиальных конусов на брюшной створке) характерно скорее для группы *Gigantella striato-sulcata* Schwetz.

Ввиду незначительного количества форм и их плохой сохранности, обсуждать их положение и значение в биоценозе можно лишь в порядке предположения. Быть может, эта небольшая группа является потомками *Gigantella striato-sulcata* Schwetz., которые не имели возможности широко и свободно развиваться и существовать на фоне резко неблагоприятных для них фаций. Поэтому, несмотря на вариации их пластичных признаков II группы и на сохранение в более чистом виде признаков стойких I группы, эти формы все же представлены незначительным количеством особей, что всегда более или менее характерно для групп вымирающих.

Палеонтологический институт
Академия Наук СССР

Поступило
20.V. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Богданова З. А., О разрезе нижнего карбона западного и северо-западного крыла Подмосковного бассейна, Изв. Геолог. ком., т. XLVIII, 10, 1929.
[2] Богданова З. А., К стратиграфии нижнего карбона Подмосковного бассейна, Вестн. Союзгеоразведки, 12, 1932.
[3] Геккер Р. Ф., К постановке палеоэкологического изучения нижнего карбона Ленинградской обл., Мат. по регион. и прикл. геол. Лен. обл., сборн. 3, 1938.
[4] Сарычева Т. Г., Подмосковные продуктиды группы *Productus giganteus* Mart. (*Gigantella* gen. nov.), Тр. Геолог. научно-исслед. инст. при Физико-матем. факульт. I МГУ, вып. 1, 1928.
[5] Сарычева Т. Г., Стратиграфическое подразделение нижнего карбона западного и северо-западного крыла Подмосковного бассейна, Изв. Моск. геолог.-разв. гр., т. II, вып. I, 1933.
[6] Швецов М. С., К вопросу о стратиграфии нижнекаменноугольных отложений, Вестн. Московской горной академии, т. I, 2, 1922.
[7] Янишевский М. Э., К вопросу о стратиграфии нижнего карбона Лен. обл., Изв. Лен. геолого-гидро-геодез. тр., 2—3 (7—8), 1935.
[8] Янишевский М. Э., Нижнекаменноугольные брахиоподы Ленинградской области, Палеонтология СССР, изд. Академии Наук (печатается).
[9] Chao, Productidae of China, Pt. I a. II Palaeont. Sinica, Ser. B., v. V, fasc. 2, 1927 a. fasc. 3, 1928.
[10] Paeckelmann W., Die Brachiopoden des deutschen Unterkarbons, 2 Teil, 1931.

B. JELEZKOVA and E. KONJUKOVA. A BIOLOGICAL STUDY OF LOWER CARBONIFEROUS PRODUCTIDS OF THE SELIJAROVO REGION

SUMMARY

In the limestone quarried at Baranova Gora, Podol and Selishche villages (Selijarovo region, Kalinin province) the section of the Lower Carboniferous is represented by a 12—15 m thick series of light-grey limestone with flint inclusions, carrying a rich fauna. The upper part of the series contain numerous *Gigantella* and corals, and has been distinguished as the *Gigantella*-coralline beds, up to 3 m in thickness. The lower part of the series does not contain coarsely plicated *Gigantellae*; its fauna chiefly consists of small brachiopods occurring as separate accumulations or „nests". The forms most common in the *Gigantella*-coralline beds are: *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar., *Gigantella gigantea* Mart. var. aff. *inflata* Sar. and other varieties of *Gigantella gigantea* Mart. The corals are represented by numerous *Lonsdaleia floriformis* Flem., *Dibunophyllum, Nemistium, Chonaxis, Chaetetes* and *Syringopora*. The group of small Productidae plays a subordinate part in these beds.

The fauna of the lower part of the series, chiefly consisting of small brachiopods and little quantity of corals, is represented by following forms: *Schizophoria resupinata* Mart., *Spirifer* ex gr. *trigonalis* Mart., *Productus lobatus* Sow., *Pr. prikschianus* Jan., *Linoproductus tenuistriatus* Vern., *Echinoconchus elegans* M'Coy and *Gigantella latissima* Sow. var. *prisca* Sar. The latter form, as well as some other ones of those above enumerated occur also in the *Gigantella*-coralline beds. The authors are stating the transitional character of the fauna of the whole of this series, comprising both the Serpukhovian forms of small brachiopods, associated with *Gigantella latissima* Sow. var. *prisca* Sar., and forms of the Okian series of the Lower Carboniferous of the Moscow Basin, corresponding to the upper part of the Visean, or to the beds *b*, after Z. Bogdanova classification.

The paleontological review of the above named brachiopods contains brief characteristics of separate species and varieties of the genus *Gigantella* with some additions to the analysis given by T. Sarycheva [4]. Namely, the form and arrangement of the brachial apparatus, as well as the direction of plicae are described with more exactitude; moreover, the peculiarities of the external shape of the shells of *Gigantella gigantea* Mart. var. *typica* Sar.

and of certain other coarsely-plicated *Gigantellae*, as well as those of some other species occurring in the same beds are noted (*Gigantella striato-sulcata?* Schwetz., *Gig. latissima* Sow. var. aff. *expansa* Sar., etc.).

As regards the lower part of beds *b* with the small-brachiopod fauna the abundance of joung specimens of most of the brachiopod species occurring in it is noted; this fact permits the authors to examine the different alterations of the shell outlines depending on the growth stages of the named forms. In result of the analysis of different forms the authors are able to conclude on the difference of ecological conditions in the upper and lower parts of beds *b*. Namely: the *Gigantella*-coralline beds have been deposited in conditions of a rather shallow sea with rather strongly moving waters, whereas the timestones with the lower-seated small brachiopod complex presents a facies of more quiet and perhaps deeper waters.

The second part of the paper contains a description of the biological method applied to the study of the fauna of the *Gigantella* bank exposed in the section at Baranova Gora Village.

The regularity of orientation of the shells of *Gigantella gigantea* which are all turned with their ventral valves downwards, their preservation with both valves attached, their orientation with respect to each other, their occurrence in association with corals a part of which bear doubtless evidence of their life position being preserved in the fossil state, all these facts create o complete picture of a biocoenosis and gives an idea of the ecological conditions of a shallow-water bottom fauna having spread in the region of the surfzone of the Lower Carboniferous sea. A most exhaustive study of the external and internal structure of the entire faunal complex of the biocoenosis on the background of special ecological conditions compelled the authors to apply a biological method of analysis, on the base of which two groups of characters of unequal significance have been distinguished for that fauna. The significance of different complexes of morphological characters is defined by the function of separate organs or of whole systems of organs in the life cycle of an animal. Such an analysis of *Gigantella gigantea* has led to the establishment of the following classification of characters.

Characters of group I connected with the principal life processes of the animals, i. e. characters being relatively more steady (constant) and weakly reacting against external ecological conditions: 1. Size, shape and position of the cardinal process. 2. Shape and position of the supports of the brachial apparatus connected with the dorsal valve. 3. Shape and size of the brachial cones. 4. Size and shape of divaricators, as well as their distance from the hinge line. 5. Type of costation.

Characters of group II, being more plastic and liable to variation under the influence of ecological factors: 1. Plication. 2. Position and size of auricles. 3. Arrangement and size of needles or spines. (The function of the (hollow) spines may be a bifold one: purely mechanical, i. e. the spines serving for the attachment of the shell to the substratum, and physiological, i. e. the spines serving to conduct water into the mantle cavity).

The fauna of the biocoenosis of Baranova Gora shows some characters which are common to the whole complex (harmonical, longitudinally extended shell outlines, a sharp and coarse plication) depending on the lasting existence of the same facies conditions. The predominant group is *Gigantella gigantea* Mart., for whose life and development optimal conditions seems to have existed.

Analysis of the internal structure showed the existence of certain changes even among the characters of group I. The cardinal process which for the typical forms of the Oka series has been described by Sarycheva and other authors as being trifid, here becomes nearly quadrifid, thanks to the dissection of the median lobe into two lobes by a deep notch. The lateral lobes are represented by degenerating, feebly developed structures, removed from the base of the median lobe (pl. 1, figs. 2, 3).

The outlines of divaricators on the internal cast of the ventral valve are